MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

TIJDSCHRIFT

DER

NEDERLANDSCHE

DIERKUNDIGE VEREENIGING

TIJDSCHRIFT

DER

NEDERLANDSCHE DIERKUNDIGE VEREENIGING

ONDER REDACTIE VAN

Prof. C. Ph. SLUITER,

als Voorzitter der Vereeniging,

Dr. J. C. C. LOMAN, Prof. J. F. VAN BEMMELEN en
Dr. J. E. W. IHLE.

2de SERIE

DEEL XV

BOEKHANDEL EN DRUKKERIJ
VOORHEEN
E. J. BRILL
LEIDEN — 1916—1917.



N 661

BOEKDRUKKERIJ voorheen E. J. BRILL. — LEIDEN.

INHOUD.

I. Wetenschappelijke Bijdragen

Aflevering 1. November 1916.

Bladz.

P. N. v. KAMPEN, On the female reproductive organs and the first stages of development of Peripatopsis Dewaali (M. Weber) . . 1

ANNIE JONKER, Über den Bau und die Verwandschaft der parasitischen Gastropoden 17

P. E. KEUCHENIUS, L'anatomie des poils urticants de Parasa (Latoia) lepida Cram 94

C. Ph. SLUITER, In memoriam G. C. J. Vosmaer 112

Aflevering 2 en 3. Januari 1917.

J. BOTKE, Les motifs primitifs du dessin des ailes des Lépidoptères et leur origine phylétique. 115

A. SCHIERBEEK, On the setal pattern of caterpillars and pupae . . 261

Aflevering 4. April 1917.

H. C. DELSMAN, Die Embryonalentwicklung von Balanus balanoides Linn. 419

II. Verslagen.

Aflevering 1. November 1916.

Verslag van de gewone huishoudelijke vergadering van 17 Juni 1916 III

Aflevering 2 en 3. Jannari 1917.

Verslag van de wetenschappelijke vergadering van 30 September 1916 XVII

Verslag van de buitengewone huishoudelijke en wetenschappelijke vergadering van 25 November 1916 XX

Verslag van de buitengewone wetenschappelijke vergadering van 26 November 1916. XXIV

Naamlijst van de eereleden, begunstigers, aandeelhouders, corresponddeerende en gewone leden op 1 Januari 1917. XXXIX

23757

ON THE FEMALE REPRODUCTIVE ORGANS AND THE FIRST STAGES OF DEVELOPMENT OF PERIPATOPSIS DEWAALI (M. WEBER).

BY

Dr. P. N. VAN KAMPEN.

(From the Zoological Laboratory, University of Amsterdam).

With Plate I and 1 Text-figure.

„*Peripatus Dewaali*" was founded by Prof. MAX WEBER in a short note [1]) on some specimens collected by him near Knysna in the Cape Colony. According to the classification followed by BOUVIER in his well-known monograph [2]) this species belongs to the genus *Peripatopsis*; its nearest relatives are *P. Sedgwicki* Purc. and *Moseleyi* Wood-Mason, the very species which BOUVIER regards as the most primitive of the genus. With *P. Sedgwicki* *P. Dewaali* has in common the number of ambulatory legs (20 pairs, all of which, including the last and strongly reduced one, are claw-bearing). I should regard both species as identical, if *P. Dewaali* did not differ from the description of *P. Sedgwicki* in one important character: the ovaries in this species, according to BOUVIER, are closely united, whereas in *P. Dewaali* they are free from each other, except at their extremity.

In a series of transverse sections through a female specimen of *P. Dewaali*, belonging to the original ones collected by Prof.

1) Tijdschr. Nederl. Dierkundige Vereeniging, (2) dl. 5, 1898, Verslagen, p. VII.

2) Monographie des Onychophores. Ann. Sc. nat., Zool., (9) T. 2, 1905, and T. 5, 1907.

WEBER, the ovaries lie free in the body cavity; they are not attached by a funicle. In this specimen they are lying on the level of the tenth pair of legs, but considering that they are free from the wall of the body cavity it seems probable that their position in the body is variable, just as it is in *P. Sedgwicki.* The free situation also probably is the cause that in the examined specimen the ovaries are strongly convoluted and that their blind tip is situated nearer to the anal extremity of the animal than their distal end. These distal extremities of both ovaries are united into a common atrium, and the two oviducts, which are continued in the strongly coiled uteri, proceed from this atrium. Whereas however the right oviduct immediately after its origin from the atrium is directed to the hinder extremity of the body, the left one is bent forward, the origin of the left uterus being thus situated in front of the atrium. All this, however, is of course of little importance and probably varies with the grade of development of the uterine embryos. The uteri are united into a short vagina, which opens to the exterior between the last, rudimentary pair of legs. The walls of the ovaries (fig. 1) are thick and consist of a fibrous layer, at the inner and outer side covered by a layer of more or less epithelially arranged cells, the nuclei of which show the characteristic pear-shape, which SHELDON [1]) describes and figures in the case of *P. capensis.*

Almost all the eggs are „exogenous". Each ripe ovarian egg lies at the extremity of a long cellular stalk, rising from the wall of the ovary (fig. 2). In appearance these stalks agree with those of *P. capensis* and *Balfouri*, after the description given by SHELDON. However I am not sure if there is a follicle surrounding the whole egg; at all events it does not contain nuclei. The stalks are slender, somewhat enlarged towards the tip; in their narrowest part they are often compressed ribbon-like and but one cell thick and two or three cells broad. Each egg-stalk is continued at its root by a string of cells, which perforates the fibrous

1) The Maturation of the Ovum in the Cape and New Zealand Species of Peripatus. Quart. Jrn. of Micr. Sc., Vol. 30, 1890.

layer of the ovarian wall and is in connection with the epithelial layer, which surrounds the cavity of the ovary. This string is already present under the young, still unstalked eggs, which occur in the wall of the ovary (fig. 3).

It is important to note that there are a few egg stalks arising from the inner wall of the ovary and protruding into its cavity. I have found however only two examples of this phenomenon (figg. 4 and 5). These stalks are very short and the eggs borne by them still young. These eggs therefore are „endogenous".

The stalked eggs vary rather much in size. They are elliptical in form; the apparently ripe ones have a very thin membrane and their largest diameter varies from 55 to 90 μ. Thus they are somewhat larger than the endogenous eggs of the American *Peripatus*, which have a diameter of 40—50 μ, but smaller than the ova of the other species of *Peripatopsis*, of which the diameter according to BOUVIER reaches at least 125 μ. BOUVIER, however, does not mention the size of the ovarian eggs of *P. Sedgwicki*, the uterine eggs of which are rather small (125 μ at least), so that it is quite possible that in this point there is no difference between this species and *P. Dewaali*. Of exogenous produced eggs of Onychophores only those of *Paraperipatus ceramensis* Muir and Kershaw are said to be smaller ($\pm$ 50 μ) [1]), whereas those of *Paraperipatus novae-britanniae* Willey again are a little larger ($\pm$ 110 μ) [2]).

It is not known with certainty, in which manner the exogenous formed eggs of the Onychophores reach the interior of the oviducts. SHELDON suggests, that in *P. capensis* it takes place through the interior of the stalk, which for that purpose should obtain a cavity. „The only indication", she however adds, „of such a process which I have observed is that in some cases the stalk has a vacuolate structure, and is irregularly two cells thick. In fact I have never found an ovum either in process of passing into or in the ovary, but the next stages of ova are in the

---

1) MUIR and KERSHAW, Peripatus ceramensis, n. sp. Quart. Jrn. Micr. Sc., Vol. 53, 1909.

2) WILLEY, The Anatomy and Development of Peripatus Novae-Britanniae. Cambridge, 1898.

uterus". In *Peripatoides novae-zealandiae* Hutt., which has large eggs with much yolk, the stalk indeed becomes hollow, but the cavity after SHELDON is only temporary and serves for yolk passing from the ovary into the egg.

My own observations seem to show an entirely different course. It is true that some of the egg-stalks in my preparations show a distinct cavity, but this cavity does not communicate with that of the ovary, and, as SHELDON, I found nowhere an egg in one of them. Probably the stalks are resorbed, when the eggs have become free, and the cavity is only a first indication of degeneration.

In the neighbourhood of the ovaries however there are a number of eggs, lying free in the body cavity. These eggs (figg. 6 and 7) are of the same size and appearance as the attached ones. Only their shape is more variable; some of them, especially those lying compressed between the organs (ovaries, uteri) or between them and the wall of the body cavity, are more or less flattened, other ones are lying with a flat side against one of these organs or have small pseudopodium-like protuberances. As far as can be concluded from preserved material the facts thus seem to demonstrate, that those free eggs can change their form to a certain degree.

These eggs must have become free from the stalks. One could consider the possibility that this has been artificially produced, f. i. by contractions of the animal when it was killed. This however seems to be contradicted by the facts described below.

I was more fortunate than SHELDON in finding some eggs (which will be described hereafter), besides a large quantity of spermatozoa, in the cavity of the ovaries. Of course the few eggs arising endogenous can come into that cavity directly, but those, which are exogenous and afterwards fall into the body cavity, can reach the lumen only by perforating the wall of the ovary in any manner. Carefully inspecting the preparations I indeed observed some small perforations of the ovarian walls, some of them going through the whole thickness of the wall (figg. 1 and 8), others closed against the body cavity by a very thin membrane, which sometimes consists of a layer of flattened cells, in other

cases contains no nuclei. There are no cilia in the periphery of these perforations. In the left ovary I only observed three of those openings, probably only one of them penetrating the whole thickness of the wall; in the right ovary they are more numerous and united into groups, six of such groups probably being present. As however I only have a series of transverse sections at my disposition and as moreover the ovaries are so much coiled, it is in some cases difficult to ascertain the boundaries between the groups and therefore their number is not quite certain.

In most of these perforations are lying spermatozoa, united into spermatophores, which project from the cavity of the ovary. I think that this phenomenon is the same as has been seen long ago bij Moseley [1]) in *P. capensis* and described by him as follows: „In all the ovaries examined, spermatozoa were found attached in tangled groups and masses amongst the ovisacs in the exterior of the ovary, and apparently in some cases the long filaments of the spermatozoa penetrated the ovisacs with one of their ends, whilst the other was in active motion". Sedgwick [2]) also mentions the same thing: „They, i. e. the ovaries, contain spermatozoa, some of which project through the ovarian walls into the body cavity". My preparations, however, as described before, show clearly the presence of apparently preformed openings; at least the spermatozoa do not merely penetrate between the cells of the wall, as could be concluded from the descriptions of Moseley and Sedgwick.

My preparations give no answer to the question, how the spermatozoa come into the ovaries. There are no spermatozoa in the oviducts or in the uteri. That they should penetrate the skin, as suggested by Whitman [3]), seems little probable, in consideration of the rather thick cuticula. It is true that the fact, that

1) On the Structure and Development of Peripatus capensis. Phil. Trans. 1874, p. 768 and Pl. LXXIV, fig. 1.

2) The Development of Peripatus capensis. Part I. Quart. Jrn. of Micr. Sc., Vol. 25, 1885, p 453.

3) Spermatophores as a Means of hypodermic Impregnation. Jrn. of Morphology, Vol. 4, 1891, p. 361.

Moseley[1]) found spermatozoa lying in the body cavity of the female, seems to be an argument for the suggestion of Whitman; yet the presence of openings in the ovarian walls, as described before, makes it possible that those spermatozoa have wandered through them from the ovary into the body cavity. In my preparations I find a few spermatozoa in the body cavity, but only in the neighbourhood of the ovaries. The real purpose of the openings of the ovarian walls however must be another: through them the eggs, coming from the body cavity, reach the lumen of the ovaries. This is the only manner, in which the presence of ova in the cavity of the ovaries can be explained. The variability of the shape of the eggs in the body cavity makes it probable, that they possess an amoeboid locomotion and in this manner can reach the perforations of the ovarian walls. What is the stimulus directing them in the right way, only can be guessed at; it can be a chemotaxis or perhaps a current in the coelomic fluid, caused by the movements of the spermotozoa; the fact mentioned, that spermatozoa are often lying in the openings, seems to be an argument for this suggestion.

Of course the possibility exists, that those eggs, which arise on stalks in the neighbourhood of the perforations, fall directly into the openings aften their liberation, without moving first through the body cavity. The egg, figured in fig. 8, seems to demonstrate this case. It is still attached, as show the next sections, but nevertheless it has already a small pseudopodium pointing in the direction of the neighbouring opening.

Probably fertilization takes place soon after the penetration of the egg into the ovary. I did not see stages of this process, nor of the maturation-cleavages. The youngest eggs lying free in the ovarium already possess a thick membrane, but the nucleus is still undivided (fig. 9). The next stage, observed by me, contains a great number of nuclei, which are obviously irregularly scattered; cell-boundaries are not visible (fig. 9). This stage agrees much

1) l. c., p. 768.

with the embryo of *Peripatus imthurmi* Sclat., figured by Sclater [1]) on his Pl. XXIV, fig. 3, much less with the analogous stages of *P. capensis* and *Balfouri*, described by Sedgwick [2]). The diameter of these young embryos generally is somewhat less than that of the unfertilized eggs.

Of the next stage, the oldest one which is situated in the ovary, I saw only two specimens, lying close to each other. It is a blastula with a thin, one cell thick wall; the egg-membrane has disappeared (fig. 10). The diameter of the blastula is 85 μ and therefore not larger than that of some of the young eggs; its wall, however, is somewhat folded and perhaps a little shrunk. This stage agrees much with fig. 6 of Sclater.

Embryos are found in both ovaries, although the left ovary not only has less perforations in its wall, but also contains only a little quantity of ripe sperma and bears fewer egg-stalks.

Only in the uterus occur older embryos, which however are very much more developed than the oldest ones in the ovary. They are all at about the same stage of development and thus in this point there is no agreement with *P. Sedgwicki*, in which, according to Bouvier, the uterine embryos of one female are different in development. Another difference from *P. Sedgwicki* seems to be, that the compartments of the uterus, each of which contains but one egg, are strongly separated from each other by narrow tubular divisions; this condition, however, perhaps varies with the age of the embryos.

The right uterus of my specimen contains nine eggs, the left one probably a few more, but this number cannot be ascertained exactly, in consequence of a damage of the forwardly directed convolution of this uterus.

The uterine embryos about agree in their stage of development with fig. 36 of Balfour [3]). As the longitudinal axis of all embryos

1) On the Early Stages of the Development of a South American Species of Peripatus. Quart. Jrn. of Micr. Sc., Vol. 28, 1888.

2) l. c., p. 456 and Pl. XXXI.

3) The Anatomy and Development of Peripatus capensis. Quart. Jrn. of Micr. Sc., Vol. 23. 1883

is nearly parallel to that of the mother and as therefore in the sections they are cut transversely, the number of already developed pairs of somites cannot be determined with certainty; probably it is three or four. The blastopore already is divided into two parts. The embryonic area is situated close to one of the egg-poles in the periphery of a large trophic vesicle, composed of an ectodermal and an entodermal cell-layer. The whole embryo at this stage is surrounded again by a thin shell.

The above mentioned phenomenon of eggs lying free in the body cavity, remembering the condition of Annelids, deserves some special attention. Although characters of the Annelids in the Onychophora can be expected, at first sight the fact that the eggs come free into a cavity, which does not seem to belong to the coelom, seems to make a comparison impossible. An explanation however is given by the ontogeny, as described in African species *(Peripatopsis capensis* and *Balfouri)* by SEDGWICK [1]), in an Asiatic species *(Eoperipatus Weldoni* Evans) by EVANS [2]) and in the American *Peripatus trinidadensis* Stuhlm. (*Edwardsi* v. Kennel) and *torquatus* v. Kennel by VON KENNEL [3]).

According to the description of SEDGWICK each somite of the embryo is divided into a dorsal and a ventral division. The nephridia (coelomiducts) arise from the ventral ones, whereas the dorsal divisions become entirely reduced, except those of the 16th till 20th pair of somites, which give rise to the sexual glands; from the somites of the 21st pair, which do not divide, arise the generative ducts. Besides, from the walls of the somites masses of cells and also solitary, amoeboid cells come free into the primary body cavity. The sexual cells, according to SEDGWICK, are first seen in the entoderm of the hind part of the body,

1) The Development of the Cape Species of Peripatus. Part III. Quart. Jrn. of Micr. Sc., Vol. 27, 1887.

2) On the Malayan Species of Onychophora. Part II. Quart. Jrn. of Micr. Sc., Vol. 45, 1902.

3) Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardsii Blanch. und Peripatus torquatus n. sp. Arb. Inst. Würzburg, Bd. 7, 1885, and Bd. 8, 1888.

close to the splanchnopleura. Their latter situation in the splanchnopleura is a secondary one: they enter it from without.

EVANS' description of the development of the female generative organs of *Eoperipatus Weldoni* agrees in the main points with that of SEDGWICK, with these differences, that the ovaries are built up from only four pairs of somites and that the sexual cells are said to arise in the ventral walls of the ovaries itself. I think however, that SEDGWICK's figures are very convincing and clearly demonstrate that in the species examined by him the sexual cells, if perhaps not in the entoderm, yet certainly take their origin independently from the walls of the somites. Perhaps in this point there is a difference between the various species.

Difference of the examined species possibly also explains the discrepant results of VON KENNEL. According to this author the generative organs in the American species examined by him are formed by only one pair of somites, whereas in the preceding segments of the body a complete dissociation of the walls of the somites takes place.

From the observations of SEDGWICK and VON KENNEL it seems possible to conclude that the coelom of the ancestors of the Onychophora must have had a greater extension. By its reduction cells, formerly lying in the wall of the coelom, now come free into the primary body cavity. Among these cells, the „coelenchym" of SALENSKY [1]), are the generative cells. The body cavity of Onychophora is to be considered as a „mixocoel", arising from the union of the primary and part of the secondary body cavity. By this assumption the falling of the eggs in the body cavity, which in fact is partly a rest of the coelom, becomes easily intelligible. The cavities of the generative organs and of the nephridia are derived from only a part of the coelom of the ancestors, the Polychaeta. The walls of the remainder of the coelom are oblitterated, and the sexual cells, originating in them, in the recent

1) Morphogenetische Studien an Würmern. Mém. Acad. St.-Pétersbourg, (8), Vol. 19, 1907.

African species come free in the mixocoel, applying themselves to the walls of it.

As the cavity of the ovary is a part of the coelom, it is obvious, that some of the sexual cells can be situated in the inner walls of the ovaries, as it happens indeed in a few cases mentioned above.

The occurrence of perforations in the walls of the ovaries also can easily be explained: they must be considered as the last remnants of the communications between the ovarian cavities and the other part of the coelom.

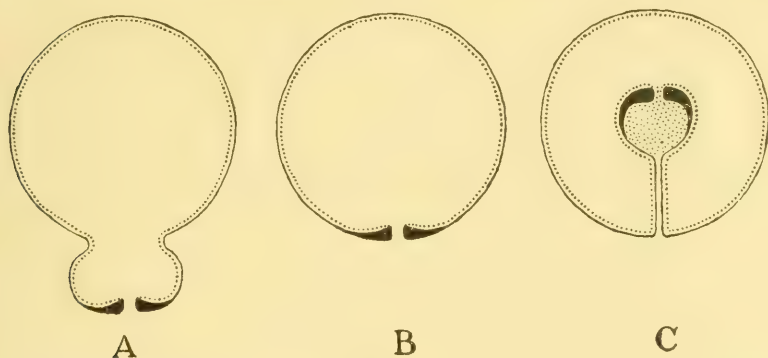
As most of the eggs arise in the ventral division of the coelom, there seems to be no obvious reason for the separation of the dorsal part to give rise to the „ovary". This separation originally must have had another purpose, which, I think, was to form a cavity for receiving the sperma at the time, when the Annelidan forefathers of the Onychophora assumed a terrestrial life and in consequence of that got an internal fertilization. The „ovaries" of the Onychophora thus originally had the function of receptacula seminis and in *Peripatopsis* they have preserved this function upto the present time.

In other Onychophora, and perhaps in most species of *Peripatopsis* already, the eggs probably no longer fall into the mixocoel, but they reach the cavity of the ovaries directly through the egg-stalk by a central hollow, arising in it. This simplification seems to be induced by the increase of yolk, which prevented the free locomotion of the eggs in the body cavity. The most strongly modificated are the American species and the African *Mesoperipatus Tholloni* Bouv., in which all eggs are endogenous and can fall directly into the ovarian cavity.

In the meantime the receptacula lost their original function and new receptacula arose from parts of the oviducts. Such receptacula, more or less developed, exist in all Onychophora, except *Peripatopsis*.

The agreement existing in the method of egg-formation between *Peripatopsis Dewaali* and Annelida, as here described, does

suggest that this species, and the genus *Peripatopsis* in general, can have preserved still other primitive qualities. The facts mentioned thus strengthen the opinion of VON KENNEL (l. c.) and WILLEY [1]), who derive the Onychophora from forefathers, possessing small eggs with little yolk, which were laid in the water and from which were developed pelagic larvae. In consequence of the transition to a terrestrial life one pair of nephridia was transformed into uteri, in which now the development of the larvae took place. We thus have to look for points of comparison between the embryo of the Onychophora and the trochophora of Polychaeta and very suggestive is the hypothesis, brought forward already by VON KENNEL, according to which



Diagrams of transverse sections of embryos of *Paraperipatus* (A), *Peripatopsis* (B) and *Peripatus* (C). The entoderm is represented by a dotted line.

the embryonic membranes of Onychophores phylogenetically are to be derived from the cephalic vesicle of the larvae of Polychaeta. In this regard the species of *Peripatopsis* again, but also those of *Paraperipatus*, having generally a large „trophic vesicle" (see fig. A), show a primitive condition. The cephalic vesicle, an accommodation to the pelagic life, should have become superfluous after the origin of viviparity, if it not had assumed another function: the absorption of dissolved food from the uterus, as

1) Trophoblast and Serosa. A Contribution to the Morphology of the Embryonic Membranes of Insects. Quart. Jrn. of Micr. Sc., Vol. 41, 1899.

Willey has made probable in the case of *Paraperipatus novae-britanniae*. In *P. capensis* the trophic vesicle is much reduced, but, as Sedgwick [1]) has shown, the dorsal ectoderm has preserved the function of resorbing food material. A perfectly analogous phenomenon in fact is seen in another group of terrestrial descendents of the Polychaeta, viz. the Oligochaeta: the embryo of *Lumbricus*, which generally is regarded as a modified trochophora, in the development of a large vesicle reminds strongly of the condition found in *Peripatopsis*. And in *Lumbricus*, as in *Peripatopsis*, the embryonic gut is enlarged and its wall applies itself against the ectoderm. However, in the case of *Lumbricus* the food is taken up from the egg-cocoon instead of the uterus, and by the mouth instead of through the body wall. We thus find here two different methods, in which the trochophora has accommodated itself to the conditions, modified by terrestrial life.

In *Peripatopsis Sedgwicki* Purc. and in *Paraperipatus novae-britanniae* Willey, by the ontogenetic reduction of the caudal part of the trophic vesicle even a striking resemblance with the *Polygordius*-trochophora is found [2]).

If it is allowed to derive from the trophic vesicle of the Onychophora the „dorsal organs" of *Scolopendra* and some Insects and Crustaceans, as is suggested by Willey and Heymons [3]), then these organs finally can be deduced from the cephalic vesicle of the trochophora. By this suggestion the peculiarities of the dorsal organs in Insects, pointed out by Heymons, become intelligible: that the dorsal organs always are found in the nuchal region and that the egg-yolk of Myriapoda and Insects is accumulated principally in the cephalic region, is explained by the position of the cephalic vesicle of the Polychaetan ancestors with regard to the trunk; and the resorption or throwing off of the mentioned organs is a reminiscence of the same phenomenon in *Polygordius* [4]).

1) l. c. (1887).
2) See f. i. fig. 34 of Willey, l. c. (1898), reproduced in Willey (1899), fig. 3A.
3) Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, H. 33, 1901.
4) Woltereck. Trochophora-Studien. I. Zoologica, H. 34, 1902.

I think WILLEY is right in considering the abundance of yolk in the eggs of the Indian and Australian Onychophora (*Eoperipatus*, *Peripatoides*) as a later acquisition. The food substances, which in *Peripatopsis* probably are secreted permanently during the development of the embryo, now reach the egg at once and fill it with yolk; in fact SHELDON in *Peripatoides novae-zealandiae* Hutt. has seen yolk material reaching the young, stalked egg from the cavity of the ovary. Abundance of yolk, finally, has enabled the species distinguished as *Ooperipatus* and *Symperipatus* to return to oviparity.

The American species of *Peripatus* are modified in an entirely different manner. Their development is certainly not primitive, as are their external characters according to BOUVIER a. o. In these species the intra-uterine nutrition has become more perfect by the existence of a more intimate connection between the embryo and the wall of the uterus. By this more intensive nutrition not only the egg could become still more reduced in size than already is the case in *Peripatopsis*, but the trophic vesicle also has become smaller. The researches of VON KENNEL, in some points improved by SCLATER, allow a complete comparison with *Peripatopsis*. Most of the peculiarities in the development of the American species can be explained by taking in consideration that the embryonic area, from which afterwards the whole embryo will be developed, at an early period invaginates into the embryonic vesicle (see fig. C). The cause of this phenomenon probably is want of space in the uterus, which is much narrower than it is in the African species. By this invagination the image of a gastrula, the „pseudogastrula" of SCLATER, arises. VON KENNEL, by the lack of some of the youngest stages, has made an error in considering only the inner layer of the pseudogastrula as belonging to the young embryo; the outer layer he mistook for the uterine epithelium.

This invagination of the embryonic area has an analogon in *Paraperipatus novae-britanniae*, in which also the embryo sinks in in the however much larger trophic vesicle. WILLEY compares this phenomenon with the forming of the amnion in Insects.

Except for the greater size of the vesicle fig. 26 of WILLEY [1]) is wholly comparable with the analogous stage figured by VON KENNEL (fig. 56). Characteristic for the American species is only the fact, that the invagination takes place in a very young stage.

This phenomenon, viz. the sinking of the embryonic area in the trophic vesicle, again has an analogon in *Polygordius*, viz. the invagination of the „Rumpfkeim" in the „endolarva", as described by WOLTERECK and SALENSKY.

If one considers in this manner the development of the American species as a modification of that of *Peripatopsis* and *Paraperipatus* it is easily to be understood that the strand, connecting in American species the „placenta" with the embryo, the „umbilic cord" of VON KENNEL, is attached dorsally at the cephalic end of the embryo: the same is the case with the trophic vesicle in the older stages of *Paraperipatus* and of *Peripatopsis Sedgwicki.*

In older embryos VON KENNEL found lying against the inner surface of his „uterine epithelium" another cell layer, which of course he only could consider as ectodermal and which he describes as „amnion". SCLATER rejects this interpretation, but could not give another explanation of this layer. By comparing analogous stages of *Peripatopsis* it does not seem doubtful, that this problematic layer is entodermal and in all points comparable with the entodermic cell layer of the trophic vesicle of *Peripatopsis.* It is true that this layer in *Peripatus* does not arise by a typical invagination as in *Peripatopsis.* This however is to be explained by the small size, to which the embryonic area in *Peripatus* has been reduced, and which is the cause, that the blastoporus is no more recognizable. About the manner in which the here mentioned cell layer takes his origin, VON KENNEL's results were not conclusive. It however certainly arises by a kind of delamination from the embryonic area, and thus at the spot, where gastrulation can be expected. In this there is an analogy with the gastrulation of Mammals and some figures of VON KENNEL show a remarkable

1) l. c. (1898)

resemblance with stages of development of this class of animals. Sclater [1]) also has pointed out such analogies.

In the later course of development the American species follow their own way. The new entoderm arises as a compact mass of cells at the spot, where the virtual blastoporus is to be sought for. It however grows in a direction, contrary to that in which the embryonic entoderm is delaminated and fills up the amniotic cavity. According to this explanation an inversion of the embryonic layers takes place (see fig. C). This has already been pointed out by Sclater, who however did not give an explanation of this phenomenon.

1) l. c., p. 358.

EXPLANATION OF PLATE I.

Peripatopsis Dewaali M. Weber.

Fig. 1. Part of the right ovary, with two spermatophores, one of which projects through an opening in the wall (× 250). — *e. s.* egg stalk. *sp.* spermatophore. *ut.* uterine wall.

» 2. Ovarian wall, with two egg stalks projecting into the body cavity (× 250). — *e.* young egg. *ov.* cavity of the ovary.

» 3. Ovarian wall, with two young eggs lying in it (× 600). — *ov.* cavity of the ovary.

» 4 and 5. Young eggs on stalks, projecting into the ovary (fig 4: × 600; fig 5: × 850).

» 6. Egg lying in the body cavity, against the uterine wall (× 600).

» 7. Egg lying in the body cavity (× 600).

» 8. Egg (stalked) with a projection pointing to a spermatophore, which lies in an opening of the ovarian wall (× 250).

» 9. Fertilized egg and young embryo, lying in the ovary. The walls are cut somewhat obliquely (× 600).

» 10. Older embryo (blastula), lying in the ovary (× 600).

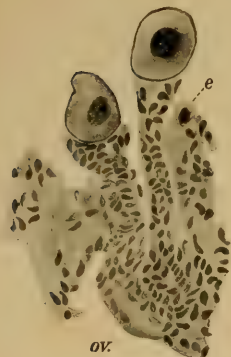


Fig. 2

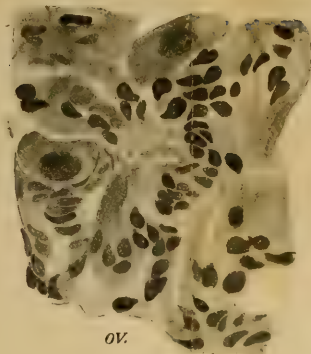


Fig. 3


Fig. 4


Fig. 5

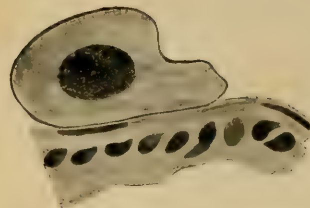

Fig. 6


Fig. 7

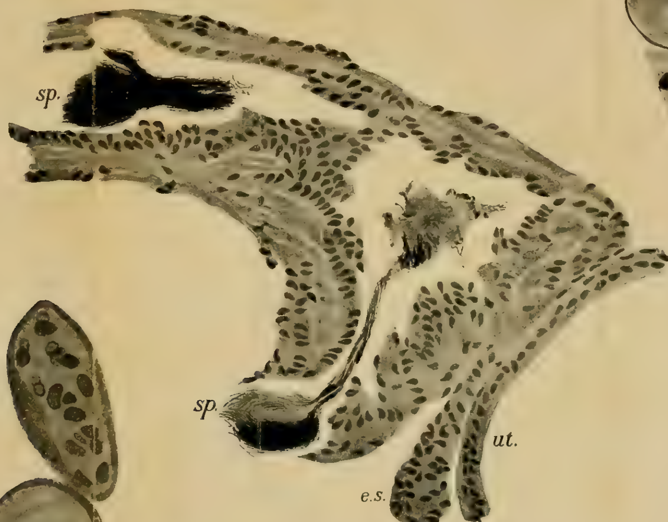


Fig. 1



Fig. 8


Fig. 9


Fig. 10

VAN HAEFTEN del.

ÜBER DEN BAU UND DIE VERWANDTSCHAFT DER PARASITISCHEN GASTROPODEN

VON

Dr. ANNIE JONKER,
's-Graveland.

(Mit Taf. II—IV)

INHALTSÜBERSICHT.

I: Einleitung 17
II: Der Anatomische Bau von *Stilifer sibogae* 18
III: Historische Übersicht über die Systematik der parasitischen *Eulimidae* 36
IV: Anatomische Beschreibung von *Eulima polita* 40
V: Vergleichung von *Eulima polita* mit den parasitischen *Eulimidae* 78
VI: Die Fussdrüsen von *Thyca crystallina* 84
VII: Zusammenfassung der Resultate 87

KAPITEL I.

EINLEITUNG.

Vor 1900 waren in der Gruppe der Gastropoden wenige parasitische Formen bekannt, obwohl sie in einer derartigen Gruppe mit kriechender Lebensweise wohl zu erwarten gewesen wären. In den letzten 15 Jahren hat man aber viele neue Formen gefunden und anatomisch beschrieben. Eine der letzten Arbeiten, welche über parasitische Gastropoden geschrieben wurden, war eine Zusammenfassung von NIERSTRASZ (26) und die zu gleicher Zeit erschienene Veröffentlichung von KOEHLER & VANEY (20). Als freilebender Vorfahre wenigstens von einer Gruppe der Parasiten wurde immer *Eulima* angegeben, ohne dass jemals eine freilebende *Eulima*-Art anatomisch untersucht wurde! ROSÈN fühlte schon die Notwendigkeit dieser Untersuchung und gab am Ende

einer wertvollen Veröffentlichung einige Angaben über die freilebende Form *Eulima polita*. Seine Beschreibung ist aber sehr unvollständig; deshalb entschloss ich mich auf Anregung von Prof. NIERSTRASZ eine eingehende Untersuchung von dieser Form vorzunehmen, für welche ich 3 Exemplare von *Eulima polita* aus der Biologischen Station in Plymouth bekam.

Zu gleicher Zeit erhielt ich von Prof. NIERSTRASZ aus dem Zoologischen Museum in Utrecht ein Exemplar von einem parasitischen Gastropoden. Dieses Exemplar war ohne Schale, erinnerte aber an *Stilifer sibogae*, der von NIERSTRASZ gegründeten und kurz beschriebenen Art. Der erhaltene parasitische Gastropode wurde eingehend untersucht.

Weil es in den Kreis dieser Untersuchung fiel, versuchte ich auch noch über einige Besonderheiten der Fussdrüsen von *Thyca crystallina* durch die Präparate von NIERSTRASZ Aufklärung zu erhalten.

An dieser Stelle möchte ich Gelegenheit nehmen, Herrn Professor NIERSTRASZ für seinen freundlichen Rat, den er mir bei meiner Arbeit gegeben hat, verbindlichst zu danken.

KAPITEL II.

DER ANATOMISCHE BAU VON STILIFER SIBOGAE.

Der in dieser Abhandlung beschriebene Parasit war mit seinem Wirte in 90 % Alkohol konserviert worden. Er lebt zwischen den Stacheln von *Prionechinus sagittiger* Alex. Agass. (Fig. 1). Leider fehlt die Schale, so dass eine Bestimmung nach derselben nicht möglich ist. Die ganze Schnecke ist ungefähr 1 mm hoch und nicht ganz 1 mm breit, und hat drei Windungen (Fig. 1 und 2). Der Seltenheit des Materials wegen wurde der Parasit nicht vom Wirte entfernt und um die Weise des Eindringens makroscopisch beobachten zu können, wurde der Seeigel auch nicht geöffnet (was sich nachher als unnötig ergab, da der Parasit nicht tief eindringt). Zur Entkalkung wurde das Tier mit dem Seeigel auf einige Zeit in 1 % Salpetersäure in 90 % Alkohol

gelegt. Danach wurde in toto mit Hämatoxylin getärbt. Es war sehr schwierig, die günstigste Schnittrichtung zu bestimmen der allgemeinen Asymmetrie und der Unsichtbarkeit der Kopfteile wegen. Es wurde so viel wie möglich vertikal durch die Windungen geschnitten, und das Resultat ergab, dass diese Schnittrichtung das Tier beinahe horizontal getroffen hatte. Die Schnitte waren 5 μ. Die Konservierung war ziemlich gut für anatomische Zwecke, aber sehr nachteilig für histologische Details. An einem Punkte zeigte sich das Tier beschädigt. Hier folgt eine Beschreibung der verschiedenen Organe.

Die Schnauze ist kurz und breit (Fig. 4 *schn.*); am Ende ist sie mit einer ringförmigen Öffnung versehen (Fig. 3). Von einem eigentlichen Rüssel kann man nicht sprechen. Der Parasit dringt nicht wirklich in seinen Wirt ein, sondern verursacht nur eine Einsenkung der Epidermis (Fig. 3, *ep.*); selbst die Coelomwand des Echinodermen ist nicht eingedrückt (Fig. 3, *cw.*). Ob die Kalkstücke angegriffen worden sind, ist nicht festzustellen, weil dieselben ja schon vor der Untersuchung aufgelöst gewesen waren, und weil auch die Stellen, wo sie gelegen hatten, nicht mehr wahrzunehmen waren. Jedenfalls dringt der Parasit nicht tief ein. Trotzdem zeigt das Tier in seinem ganzen Bau die Merkmale einer parasitischen Lebensweise. Besonders fällt dieses in dem sehr reduzirten Digestionsapparate auf.

Hinter der Mundöffnung wird das Lumen des Darmkanals bald enger (Fig. 4 und 5, *oes.*). Speicheldrüsen und Radula, diese kennzeichnenden Organe der Gastropoden, fehlen gänzlich. Die Frage liegt nahe, wie das Tier Futter zu sich nimmt. Dieses bleibt hier, wie bei den meisten anderen parasitischen Gastropoden, ein unaufgeklärter Punkt. Die Schwierigkeiten sind, dass das Material sehr selten ist und dass man nicht mit lebendem Material arbeiten und das Eindringen nicht verfolgen kann. Dass aber parasitische *Eulimidae* im Stande sind mit ihrer Schnauze und ihrem Körper tief in den Seeigel einzudringen, ist sicher. Koehler & Vaney besprechen die Tatsachen, die über die Weise des Eindringens parasitischer *Eulimidae* in ihre Wirte bekannt sind

(20, p. 77) und den Effekt, den die Parasiten auf ihre Wirte haben (20, p. 81). Es ist wohl wahrscheinlich, dass in diesem Falle die Schnecke sich von der Epidermis des Seeigels nährt, obwohl der Darminhalt hiervon kein Zeugnis giebt. Zwischen der Schnauze und dem Gewebe des Seeigels liegt ein schleimiges Sekret (Fig. 3, 6). Die Epithelzellen am Ende der Schnauze sind zylindrisch, die Kerne oval, mit Granula gefüllt, es scheint zuweilen, als ob die Zelle mit derselben schleimigen Masse gefüllt wäre. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese Zellen das Sekret absondern. Ob letzeres Schleim ist und die Schnecke dasselbe benutzt um sich damit festzuhalten, oder ob es ausserdem eine auflösende Funktion ausübt, ist ohne Weiteres nicht zu sagen. Die Schnauze ist beweglich, weil sie in Längs- und Diagonalrichtung von Muskelfibrillen durchzogen ist, die sich einerseits an ihre Wand und an die des Oesophagus anheften, anderseits in die Columellamuskeln übergehen. Man kann hier aber nicht von einer Saugschnauze sprechen, weil radiäre Muskeln fehlen.

In der Schnauze liegt der Oesophagus fest in dem Binde- und Muskelgewebe; ausserhalb derselben liegt er frei in der primären Leibeshöhle (Fig. 5, *oes.*). Neben ihm liegen ein Paar Muskelretractoren (Fig. 5, *m. r.*), die sich beinahe bis an die Schnauze fortsetzen und sich da anheften. Muskelretractoren haben sich bei Gastropoden mit dem acrembolischen Rüssel entwickelt; man ist deshalb zu denken geneigt, dass der acrembolische Rüssel durch die Entwicklung des Bindegewebes breiter geworden und verkürzt und so zu der Saugschnauze geworden ist, die man hier findet. NIERSTRASZ meinte (36, p. 16), dass der Rüssel der parasitischen Gastropoden sich durch Anpassung an die ectoparasitische Lebensweise entwickelt hat, und findet in dem frühen Auftreten des Rüssels bei einer Larve von *Stilifer* spec. sogar einen Beweis gegen eine schnelle Anpassung an die parasitische Lebensweise. Begreiflicherweise rechnet NIERSTRASZ (26, p. 576) deshalb den Rüssel oder Proboscis der Parasiten zu den „Neubildungen". Dann müssen aber die obenbeschriebenen Muskelretractoren als Begleiterscheinungen eines sich bildenden Rüssels aufgefasst wer-

den. Im Zusammenhang mit dem sehr langen Rüssel der später beschriebenen *Eulima polita* und den bei anderen höheren Prosobranchia auch sehr viel vorkommenden langen Rüssel scheint es mir wahrscheinlicher, dass die freilebenden Vorfahren schon einen acrembolischen Rüssel besassen. Dieser letztere muss dann bei seiner verschiedenartigen Anpassung an die parasitische Lebensweise Umwandlungen erlitten haben, woraus die verschiedenen Mundtypen entstanden sind, die man bei den parasitischen *Eulimidae* findet.

Der Oesophagus hat ein kleines Lumen, umgeben von einem kubischen Epithel mit runden Kernen, um welches sich eine zweite Reihe radiär verlaufender Zellen befindet (Fig. 4 u. 5, *oes.*). Man sollte geneigt sein diesen Teil für einen Pharynx zu halten, doch Muskelzellen fehlen. Hierauf komme ich später zurück.

Die Muskelretractoren heften sich ungefähr in der Höhe des Cerebralganglions an die Leibeswand an.

Bald verschwindet die äusserste Zellenreihe des Oesophagus und das Lumen wird viel weiter (Fig. 9, *oes.*). Unglücklicherweise sind hier ein paar Schnitte der Serie gefaltet, so dass der Gang des Darmkanals nicht zu verfolgen ist. Danach läuft der Oesophagus durch den Nervenring (Fig. 8, *d.*) und nach einigen Windungen hört er ganz auf. Magen und Leber fehlen. Erst war ich zu denken geneigt, dass eine Analöffnung fehle. Später fand ich links an der Seite der Geschlechtsöffnung ziemlich vorn in der Mantelhöhle die Öffnung eines kleinen Kanals mit sehr engem Lumen und niedrigem Epithel (Fig. 4, *an.*). Diesen Kanal kann man eine Strecke verfolgen (Fig. 8, 9, 12, *ed.*). Er verschwindet dann im beschädigten Teil der Schnitte. Dort endet auch der Oesophagus. Die Lage der Öffnung und die Tatsache, dass Niere, Geschlechtsorgane und Darmkanal in die Mantelhöhle münden und dass höchstwahrscheinlich weder die Niere, noch die Geschlechtsorgane in Betracht kommen, gibt Recht zu der Annahme, dass dieser Kanal den Enddarm und die Öffnung den Anus repre-sentirt. Ausserdem liegen in dem Gewebe der Niere einzelne

abgebrochene Stücke eines ähnlichen Kanals. Es ist möglich, dass auch diese Darmstücke seien, die sich einerseits an den Enddarm, andererseits an den Oesophagus schliessen müssen. In diesem Falle läuft der Enddarm durch die Niere, eine Tatsache, die auch bei anderen parasitischen *Eulimidae* konstatirt worden ist (unter anderen bei *Megadenus holothuricola* 34, p. 43). Später mehr hierüber. In jedem Falle ist der Darmkanal sehr reduzirt. Man könnte annehmen, dass der erweiterte Teil des Oesophagus ein Magen ist, aber er liegt vor dem Nervenring, also ist diese Mutmassung wahrscheinlich nicht stichhaltend. Etwas analoges ist von NIERSTRASZ beschrieben bei *Mucronalia variabilis*, bei welcher Form der Darmkanal auch sehr reduzirt ist. NIERSTRASZ ist aus demselben Grunde wie der oben angegebene auch der Meinung, dass ein Magen fehlt (37, p. 396). Er weist ausserdem darauf hin, dass die Erweiterung dasselbe Epithel wie der Oesophagus hat.

Der Scheinmantel, ein eigenartiges, mantelförmiges Organ, das bei parasitischen *Eulimidae* als eine Neubildung in verschiedenen Stadien der Entwickelung erscheint, ist auch hier vorhanden (Fig. 3, 4, 5, 8, *schm.*). Er ist ziemlich gut entwickelt, aber er bedeckt keine einzige der Windungen. Sowie bei den meisten *Eulimidae* gehört er auch hier zur Schnauze, er besteht aus einer Falte, die in einem Halbkreise die Schnauze umgiebt, an der anderen Seite steht er in enger Verbindung mit dem Fusse (Fig. 6). Durch ein Wachsmodell, welches ich von dem Tiere machte, wurde mir die Lage des Scheinmantels noch klarer (Fig. 15).

Der Fuss hat eine eigenartige Form. Er besteht aus zwei Lappen (Fig. 3 und 6, *f.*). Aus der Abbildung des Wachsmodelles sieht man, dass die Lage der Kopforgane ein wenig verändert ist. Der Fuss liegt ventral von den Tentakeln, aber die Schnauze liegt ganz auf der Seite neben dem Fuss; Metapodium und Operculum fehlen. Beide Fussdrüsen sind anwesend und gut entwickelt. Die Randdrüse setzt sich sogar ausserhalb des Fusses weit in den Körper hinein fort (Fig. 4, 10, *r. dr.*). In der Nähe der Randdrüse liegen einige LEYDIG'sche Zellen, d. h. knorpel-

artige Zellen (Fig. 10, *l. c.*), die in dem übrigen Gewebe des Tieres gänzlich fehlen. Unter Anderen hat NIERSTRASZ diese Zellen bei *Megadenus voeltzkowi* und *Mucronalia variabilis* beschrieben (37, p. 387, 393); sie dienen möglicherweise als Stütze des Füsses. Die Drüsenzellen der Randdrüse liegen nur an einer Seite des Centralkanals (Fig. 7, *r. dr.*). Dieses und die Tatsache, dass die Randdrüse sich weit in den Körper hinein fortsetzt, sind auffallende Eigentümlichkeiten, die zuerst von ROSÈN bei *Megadenus holothuricola* (34, p. 29 und Fig. 6) beschrieben worden sind. Diese Form nimmt hiervon sogar ihren Namen. Später sind dieselben Eigentümlichkeiten bei den Randdrüsen der meisten parasitischen *Eulimidae* gefunden worden (unter anderen bei *Stilifer* spec., *Stilifer sibogae*, *Megadenus voeltzkowi*, *Mucronalia variabilis*). Die Drüsenzellen sind stark gefärbt, von der Struktur ist nichts zu sehen. Die Form stimmt aber genau mit der von Fig. 6 von ROSÈN (34) überein. Die Fusssohlendrüse ist noch stärker vom Hämalum gefärbt; auch hier ist von einer Struktur nichts zu sehen (Fig. 4, 7, *fs. dr.*). Ungefähr am Übergange vom Fuss in den Scheinmantel mündet diese Drüse (Fig. 6, *o. fs. dr.*).

Bei *Stilifer* spec. und *Stilifer sibogae* Nierstrasz münden zwei kleine Drüsen zwischen dem Scheinmantel und der Mündung der Schnauze. Die Funktion dieser Drüsen ist nicht klar. Mit Recht werden sie von NIERSTRASZ in einer späteren Publikation (37) nach Analogie mit dem Bau der hier in den Fuss mündenden Drüsen als Fussdrüsen bezeichnet. Eigenartig aber bleibt die Mündung der Drüsen ausserhalb des Fusses. NIERSTRASZ sagt hierüber (37, p. 402), dass es zwei Möglichkeiten gibt, entweder gehört die Stelle der Mündung zum Fuss, oder eine Wanderung der Ausführgänge im Zusammenhang mit einem Wechsel der Funktion und Vergrösserung der Randdrüse hat stattgefunden; dann würde aber der Scheinmantel nicht nur eine Bildung der Schnauze sein. NIERSTRASZ hält Ersteres für wahrscheinlicher, und sieht in der wirklich aussergewöhnlich starken Entwicklung der Randdrüse, bei gleichzeitiger Reduktion des Fusses, einen Hinweis auf den Wechsel der Funktion der Drüse. Nun

ergibt sich bei der Untersuchung der freilebenden Form *Eulima polita*, dass auch diese eine sehr stark entwickelte Randdrüse hat; damit verfällt die Auffassung, dass die starke Entwickelung der Randdrüse der parasitischen *Eulimidae* im Zusammenhang mit ihrer Lebensweise entstanden ist. Möglich ist natürlich, dass die Ausführgänge bei der Reduktion des Fusses ihren Platz geändert haben. Es muss aber auch darauf hingewiesen werden, dass im Allgemeinen bei Gastropoden die Grenze zwischen Kopf und Fuss schwer anzugeben ist, speziell bei parasitischen, wo ausserdem die Lage der Kopforgane sich geändert hat. Betrachten wir nun Fig. 15 und das Wachsmodell von *Stilifer sibogae* (36, Fig. 19) einmal näher. Bei Fig. 15 geht der Scheinmantel in den Fuss über, bei Fig. 19 liegt der Fuss sogar zwischen dem Lappen des Scheinmantels und der Schnauze. Unter den parasitischen *Eulimidae* findet man zwei Formen (*Rosenia* und *Pelseneeria*), bei welchen der Scheinmantel als Epipodium zum Fuss gehört. Rosèn sieht sich darum berechtigt diese als eine besondere Familie zu bezeichnen, was Nierstrasz und Koehler & Vaney verwerfen. In Fig. 20 von Rosèn (34) und Fig. 8 von Koehler & Vaney (22) sieht man aber, dass auch hier der Scheinmantel tatsächlich neben der Schnauze herläuft. Es ist natürlich äusserst schwer sich nur aus Zeichnungen ein Urteil zu bilden. Man kann wohl sagen, dass in dem einen Falle der Scheinmantel mehr wie ein Kranz um den Fuss und in dem anderen mehr wie ein Kranz um die Schnauze liegt. Nun ist die Frage: muss man hier eine scharfe Grenze ziehen, oder muss man sich vorstellen, dass der Scheinmantel eine Neubildung ist, die einmal mehr von dem Fuss (was *Rosenia* und *Pelseneeria* am klarsten zeigen) und das andere Mal mehr von der Schnauze herkommt (wie bei *Stilifer linckiae* u. s. w.)? Hier würden dann *Stilifer sibogae* und *Stilifer* spec. Übergangsformen darstellen. Die Weise der Innervation sollte dieses erklären, doch 1° ist von dieser meistens nichts zu sehen, und 2° bemerkt Rosèn (34, p. 24), dass das Epipodium teilweise durch das Pedal-, teilweise durch das Cerebralganglion innervirt wird.

Die beiden viereckigen, lappenförmigen Tentakeln liegen dorsal vom Fuss und an der Seite von der Schnauze (Fig. 5, 10, t_1 und t_2). An der Basis der Tentakeln befinden sich die Augen, sie liegen nicht an der Oberfläche, sondern tiefer im Bindegewebe (Fig. 10, *a.*). Es sind nur kleine Bläschen; an der Hinterseite des Bulbus liegt eine unbedeutende Pigmentschicht. In dem linken Auge ist noch ein Rest von einer Linse anwesend. Durch den Bau sowohl als durch die Lage sind die Augen als reduzirt zu bezeichnen. Das Pigment setzt sich nicht wie bei vielen parasitischen Gastropoden über die ganze Innenseite des Bulbus fort.

Die Geschlechtsorgane sind hier, wie bei den Parasiten im Allgemeinen, also auch bei den parasitischen Gastropoden, aussergewöhnlich stark entwickelt. Diese Form ist auch hermaphroditisch geworden wie *Rosenia*, *Pelseneeria*, *Stilifer sibogae*, *Stilifer* spec. und *Gasterosiphon*; die übrigen Formen sind getrennt geschlechtlich. Die Geschlechtsorgane und die Niere füllen die Windungen der Schale ganz aus und sind höchstwahrscheinlich wie im dritten Typus von Hescheler (15, p. 363) gebaut, nämlich im Besitz von einem gemeinschaftlichen Ausführgang. Der ovariale Teil ist gut entwickelt, er schliesst Eier von verschiedenen Entwicklungsstadien ein (Fig. 10, *ov.*). Der Bau des Ovariums und der Eier stimmt genau mit dem von *Enteroxenos* nach der Beschreibung von Bonnevie (6) überein. An der Wand des Ovariums liegen Oocyten mit stark gefärbtem Nucleolus. Mehr nach der Mitte hin liegen reifere Eier, mit Dotterkugeln gefüllt. Follikel fehlen. Der männliche Teil der Geschlechtsdrüse ist gross und reif (Fig. 11, *test.*). In der Mitte liegen unzählbare, reife Spermatozoiden in einer schleimigen Masse (Fig. 12, *test.*). Noch mehr am Rande liegen alle Stadien von Spermatocyten bis zu den reifen Spermatozoiden. Der hermaphroditische Ausführgang hat anfänglich ein weites Lumen mit niedrigem Epithel und ist mit Spermatozoiden angefüllt (Fig. 12, *hg.*). Nach einigen Windungen nimmt er einen kleinen Anhang auf, der auch ganz mit Spermatozoiden angefüllt ist (Fig. 12, *ves. sem.*). Aus der Anwesenheit von Spermatozoiden in dem hermaphroditischen Gange bis

über den Anhang hinaus, kann man mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass letzerer eine Vesicula seminalis repräsentiert. Wegen Beschädigung der Schnitte ist leider dieser Gang eine Strecke lang nicht zu verfolgen. Man findet ihn in der untersten Windung als Gang mit engem Lumen und niedrigem Epithel zurück (Fig. 11, *h. g.*), der sich bald zum stark gefalteten Gang erweitert, der mit Cilienzellen bekleidet ist (Fig. 8, 9, 11, 12, *h. g.*). Hier hinein mündet ein ziemlich grosses sackartiges Gefäss (Fig. 8, 11, *r. s.* + *ov.*) ohne Inhalt. Am Ende geht der hermaphroditische Gang in einen grossen, drüsenartigen Teil mit stark gefärbten Zellen über, der in die Mantelhöhle mündet. Obwohl die Struktur nicht deutlich zn sehen ist, so stimmen Habitus und Lage genau mit denen einer Drüse überein, die bei den meisten anderen parasitischen *Eulimidae* vorkommt, und entweder Uterus (34, p. 48) oder Schalendrüse (36, p. 15) genannt wird. Beim Besprechen von *Eulima polita* werde ich auf diese Namen zurückkommen.

Weder in dem Ausführgange, noch in dem sackartigen Anhange, noch in der Mantelhöhle kommen Eier vor; ebensowenig findet man hinter dem beschädigten Teil im Ausführgange, noch in dem Anhange, noch in der Mantelhöhle Spermatozoiden. Bei *Enteroxenos* reifen die Eier erst ausserhalb des Ovariums in der sogenannten „Zentralhöhle", also ausserhalb der Geschlechtswege. Die Frage, wo die Reifung und wie die Befruchtung stattfindet, bleibt hier, wie bei den meisten parasitischen Gastropoden unbeantwortet, weil man keine Gelegenheit hat sie lebend zu beobachten. Das Auftreten von Hermaphroditismus bei der parasitischen Lebensweise weist auf Selbstbefruchtung hin, um so mehr weil die Eier und Spermatozoiden ungefähr zur gleichen Zeit reif sind. Das Vorkommen von Hermaphroditismus ist bei festsitzender Lebensweise natürlich vorteilhaft. Zur Seite der Tentakeln rechts am Körper liegt aber ein dickes, grosses, rinnenförmiges Organ, das mit der Spitze nach innen geschlagen in der Mantelhöhle liegt (Fig. 3, *pen.*). Nach Analogie mit *Eulima polita* kann dieses nichts anderes als ein grosser Penis sein. Dieses gibt wieder Grund an

Kreuzbefruchtung zu denken. NIERSTRASZ bespricht in seiner Beschreibung von *Stilifer sibogae* auch die Frage der Selbst- oder Kreuzbefruchtung; er weist darauf hin (36, p. 18), dass es durchaus nicht ausgeschlossen ist, dass eine so oberflächlich parasitierende Art sich noch frei bewegen kann. Dieses selbe gilt für meine Form und spricht für Kreuzbefruchtung. NIERSTRASZ findet aber eine normale Kreuzbefruchtung von *Stilifer sibogae* unwahrscheinlich, weil keine Kopulationsorgane gefunden werden. Später kommt dieses in dieser Arbeit wieder zur Sprache. Es bleibt viel unaufgeklärt über die Befruchtung der parasitischen Gastropoden. Man weiss nicht, wie z. B. der sehr tief parasitisch eindringende, vom Scheinmantel ganz eingehüllte *Stilifer linckiae* der SARASINS, der getrennt geschlechtlich ist, befruchtet wird, ebensowenig wie bei dem getrennt geschlechtlichen *Megadenus* die Befruchtung verbürgt wird (siehe ROSÈN p. 55), und ob das ♂ von *Eulima equestris*, wovon nur ♀ festsitzende Exemplare gefunden worden sind, auch festsitzend ist, wie die Befruchtung geschieht, und ob hier vielleicht ein Dimorphismus auftritt. Dieses vergegenwärtigt die Zusammenfassung von NIERSTRASZ (26, p. 575): „Die ganze Frage nach der Befruchtung und Fortpflanzung der Ectoparasiten ist noch zu beantworten, und vielleicht sind in dieser Beziehung noch ganz eigenartige biologische Verhältnisse zu entdecken".

Die Niere füllt den Teil der Windungen aus, der nicht von den Geschlechtsorganen eingenommen ist (Fig. 3, 10, 11 *n.*) und grenzt an die Mantelhöhle und das Pericardium. Von der Struktur ist, wie bei den meisten bis jetzt untersuchten parasitischen *Eulimidae*, deren Niere ausserdem manchmal schlecht entwickelt oder verschwunden ist, nicht viel zu sehen. Ein Renopericardialgang ist nicht gefunden worden, ebensowenig wie eine Nierenöffnung in der Mantelhöhle, welche aber vielleicht im beschädigten Teil der Serie liegt.

Herz und Pericardium sind anwesend und liegen hinter der Mantelhöhle (Fig. 11, 12, *h.* und *per.*). Die Kiemenvene ist deutlich zu sehen (Fig. 11, *k. v.*). Eine Pericardialdrüse fehlt; ebenso die sogenannte „Nephridialdrüse". Dieser Name, von PERRIER in

seiner wertvollen Arbeit über die Niere der Prosobranchia vorgeschlagen (32, p. 155), ist in Anbetracht dessen, dass bei Mollusken kein Nephridium, sondern ein Coelomoduct vorkommt, natürlich kein guter. Ehe man über die Funktion dieser Drüse nicht klar ist, scheint es ratsam keinen neuen Namen anzuführen.

Die Kieme ist anwesend und nach dem Schema für die Monotocardia gebaut (Fig. 11, *k.*). Ein Osphradium ist nicht zu finden; wohl aber liegt an der Basis der Kieme ein Ganglion.

Das Nervensystem ist, wie bei den höheren Prosobranchia und anderen parasitischen *Eulimidae*, sehr stark konzentrirt. Cerebral- und Pleuralganglien sind verschmolzen (Fig. 8, *c. pl. g.*). Die beiden Cerebralganglien sind durch eine sehr kurze Commissur mit einander verbunden. Der Ring wird vollständig geschlossen durch sehr kurze cerebro-pedale und pleuropedale Connectiven und die beiden Pedalganglien (Fig. 5, *pd. g.*). Nur ein Bogen der Visceralschlinge ist deutlich zu sehen. Vom linken Pleuralganglion läuft nämlich ein dicker Strang unter dem Darm nach dem Sub-intestinalganglion (Fig. 8, *sub. i. g.*). Chiastoneurie ist also sehr wahrscheinlich. Diesem Connectiv entlang liegen Nervenzellen. Koehler & Vaney beschreiben dieselbe Erscheinung bei *Gasterosiphon* (21, p. 31). Die Frage ist, ob man sie als primitives oder sekundäres Merkmal dieser aberranten Gruppe auffassen muss. Das letztere scheint mir wahrscheinlicher, weil bei diesen höheren Prosobranchia ein derartiges primitives Merkmal kaum vorauszusetzen ist. Vom rechten Cerebro-pleuralganglion läuft oben über den Darm auch ein freier dicker Strang, der nicht von Nervenzellen begleitet wird und bald nicht mehr zu verfolgen ist. Ob dieser den rechten Bogen der Visceralschlinge darstellt, ist nicht klar geworden. Ein Supra-intestinalganglion war nicht zu finden. Es ist möglich, dass dieses mit dem rechten Pleuralganglion verschmolzen ist, oder ganz fehlt. Hinter dem Sub-intestinalganglion ist auch die linke Schlinge nicht weiter zu verfolgen. Ebensowenig fand ich ein Visceralganglion. Die Visceralschlinge ist also wahrscheinlich als Folge des Fehlens von

Magen und Leber reduzirt. Rechtsseitige Zygoneurie tritt nicht auf, die linksseitige kann man nicht beurteilen.

Direkt bei den Pedalganglien liegen die beiden Otocysten, die sehr konservativ sind, und merkwürdigerweise noch in sehr reduzirten und sehr tief in den Wirt eindringenden Formen wie *Stilifer linckiae* und *Gasterosiphon* vorkommen. Es sind Bläschen, jedes einen stark gefärbten Otolith enthaltend (Fig. 5, *ot.*). Das Gesetz von Lacaze Duthiers (24, p. 134) ist hier also nicht gültig.

Jetzt bleiben in der Besprechung noch drei eigenartige Körper über, die in der Mantelhöhle vorkommen. Zwei davon sind mit der Leibeswand verbunden (Fig. 8 und 9, *x* und *z*). Das grösste und meist differenzirte davon wird durch eine Reihe kubischer Epithelzellen mit runden Kernen begrenzt. Oberflächlich betrachtend erhält man den Eindruck, als ob dieses Epithel dasselbe wäre wie das des Körpers uud dass es in dasselbe überginge (Fig. 9, *z*). Wenn dieses so wäre, müsste man von einer Knospe reden. Dieses ist ein gewagter Ausdruck, wenn man an den weiteren Bau des Körpers denkt, um so mehr weil bei starker Vergrösserung die Übergangsstelle der obengenannten Epithelien auch nicht ganz klar ist (Fig. 14). Es scheint mir deshalb besser diese Frage offen zu lassen. Es ist vollkommen rätselhaft, wie man sich diese Verbinduug anders vorstellen soll. Der Körper ist birnenförmig, mit einigen kleinen Einbuchtungen; er ist ungefähr im Horizontalschnitte getroffen. In der Mitte liegen verschiedene, mit kubischem Epithel bekleidete Kanälchen (Fig. 8, *z* und Fig. 14) und symmetrisch rechts und links einige Zellhaufen (Fig. 14, *test.*). Beide sind wahrscheinlich im Entstehen begriffene Organe. Das auffallendste in diesem Körper ist ein hufeisenförmiges Lumen, welches in Bezug auf die Mittellinie symmetrisch liegt. In dem Lumen befindet sich eine stark blau gefärbte Masse ohne Struktur (Fig. 8, 9, und Fig. 14, *z*). An einer Stelle ist der Körper stark durch einen zweiten eingedrückt; soviel ich sehen kann, ist er aber nicht mit ihm verbunden. An der anderen Seite legt sich dieser zweite Körper gegen die Wand der Mantelhöhle an, doch bleibt, wie mir scheint, freiliegend. Dieser Körper ist

rund und umfasst verschiedene lose Kerne, ein kleines Kanälchen, und kleine Gewebestücke, die Muskelfibrillen ähnlich sind (Fig. 5, *y*). Endlich liegt in der Gegend von diesem Körper *y* noch ein dritter *x*, der sehr wenig differenziert ist, nur einige Kerne umfasst uud in derselben Weise wie *z* mit der Leibeswand der Schnecke verbunden ist (Fig. 8, 10, *x*). Später komme ich auf diese Körper zurück.

Beim Vergleichen des anatomischen Baues des beschriebenen Parasiten mit den bekannten parasitischen *Eulimidae* fällt sofort die grosse Ähnlichkeit mit *Stilifer sibogae* auf, von welcher Art die Siboga-Expedition 6 Exemplare gesammelt hat, von welchen 2 vou Nierstrasz untersucht wurden (36). Prof. Nierstrasz war so freundlich mir diese Präparate zu leihen, so dass es mir möglich war einen eingehenden Vergleich zu machen, den ich hier folgen lasse.

Eines der Exemplare ist auf *Prionechinus sagittiger* Agass. (36, p. 5) gefunden, der Art, auf welcher auch mein Exemplar parasitierte. Über den Fundort meines Exemplares ist nichts bekannt. Da die Schale fehlt entbehrt man dieses wichtige Organ zum Vergleich.

Die Schnauze, das oberflächliche Parasitieren und der reduzirte Darmkanal stimmen im Allgemeinen mit dem überein, was Nierstrasz sagt (36, p. 17). Ich möchte hierüber aber noch einige Bemerkungen machen. Bei einem der beiden Exemplare von Nierstrasz sieht man in dem Teile des Oesophagus, wo zwei Epithelreihen sind, sehr deutlich ringförmige und radiäre Muskeln (Fig. 13). In meinem Exemplare und dem zweiten von Nierstrasz, das ich *B* nenne, ist hiervon nichts zu sehen. Diese beiden sind mit Hämalaun gefärbt, das erste *A* mit Eisenkarmalaun. Mit letzterem färben sich die Muskelfibrillen aber viel stärker. Es ist also sehr gut möglich, dass diese auch bei den beiden anderen Exemplaren vorhanden sind. Jedenfalls kann man sagen, dass dieser Teil des Darmkanals einen Pharynx repräsentirt, der dem Tier ermöglicht Nahrung aufzunehmen. Im Zusammenhang mit *Eulima polita* wird hierüber später noch gesprochen. Bei

eingehender Untersuchung fand ich in *A* den Kanal und die Öffnung zurück, die ich in meinem Exemplare Enddarm und Analöffnung nannte. Auch hier ist der Lauf nicht deutlich zu verfolgen, sehr wahrscheinlich aber geht hier der Kanal in den Oesophagus über. Bei *B* war der Kanal nicht zu finden, er wird auch von NIERSTRASZ nicht erwähnt. Die Möglichkeit ist aber nicht ausgeschlossen, dass das kleine Lumen, durch den Druck der mit Eiern und Embryonen gefüllten Mantelhöhle verschwunden ist. Nach Analogie mit der Variabilitat, die bei verschiedenen Exemplaren von *Mucronalia variabilis* (37, p. 399) auftritt, kann man sich aber auch vorstellen, dass bei *B* der letzte Teil des Darmkanals fehlt.

Bau und Lage von Scheinmantel, Tentakeln und Augen stimmen mit denen von *Stilifer sibogae* (36, p. 17) überein.

NIERSTRASZ beschreibt den Fuss als ein variirendes Organ, im Bau verschieden bei verschiedenen Exemplaren und weist auf die Möglichkeit hin, dass dieser sekundär zu einem taktilen Organ geworden ist (36, p. 18). Der Fuss eines der ungeschnittenen Exemplare wird auch als in zwei Lappen auslaufend beschrieben. Über die Mündung der Fussdrüsen ist oben schon gesprochen worden.

Die Geslechtsorgane zeigen gewisse Unterschiede. Die Beschreibung von NIERSTRASZ ist von Exemplar *B* gegeben (36, p. 17). Die Geschlechtsorgane darin sind vollkommen reif, das Ovarium leer, ein breiter Oviduct führt via die Schalendrüse zur Mantelhöhle, in welcher man eine grosse Anzahl Eier und Embryonen findet. Hier gibt es also einen besonderen Oviduct, der eine Strecke weiter das Vas deferens mit einer Vesicula seminalis in sich aufnimmt und sich als hermaphroditischer Gang fortsetzt. Der Lauf der Geschlechtsgänge von *A* stimmt genau mit dem von meinem Exemplare überein; die Tiere sind auch im selben Stadium der Entwickelung. Im grossen Anhange des hermaphroditischen Ganges befinden sich hier Eier und Spermatozoiden; möglich ist hier also, dass in diesem Receptaculum seminis et ovorum die Befruchtung stattfindet. ROSÈN beschrieb ein ähnli-

ches Receptaculum seminis et ovorum bei *Rosenia* (34, p. 53). (Der Name *Turtonia* ist von SCHEPMAN (37, p. 384) in *Rosenia* umgeändert). Man hat also in dem einen Falle einen hermaphroditischen Gang, in dem anderen zuerst ein Vas deferens und einen Oviduct, die sich später vereinen. Ein essentieller Unterschied scheint mir dies nicht, wenn man bedenkt, dass der Hermaphroditismus in Folge von der parasitischen Lebensweise entstanden ist, und dass das eine Exemplar in dieser Hinsicht etwas weiter fortgeschritten ist als das andere.

Niere, Herz, Nervensystem und Kieme zeigen keine Verschiedenheit.

NIERSTRASZ beschreibt einen eigenartigen Körper, der in der Mantelhöhle von *Stilifer sibogae* liegt und dort verankert ist (36, Fig. 38). NIERSTRASZ erklärt ihn als eine pädogenetische Larve, aber fügt hinzu (36, p. 20): „Wie gesagt, halte ich diesen Körper für eine Larve, wenn ich auch zugeben muss, dass manches im Bau noch völlig dunkel bleibt; Übereinstimmung mit Larvenformen andrer Mollusken und speciell mit *Enteroxenos*, dem einzigen Parasiten, von dessen Entwicklung positive Tatsachen bekannt sind, liegt nicht vor.

Natürlich habe ich beim Durchsehen der Präparate speciell diese Larve in's Auge gefasst, in bezug auf die drei fremdartigen Körpern in der Mantelhöhle meines Exemplares und tatsächlich habe ich Übereinstimmungen gefunden. Merkwürdig ist es, dass die stark blau gefärbte Masse, die in dem hufeisenförmigen Lumen lag, auch in der Larve vorkommt. Auch hier ist es unklar, was diese Masse vorstellt. Dotter ist es sicher nicht, weil die Dotterkugeln in den Eiern ganz anders aussehen. Dieselbe Zellmasse, die von NIERSTRASZ Testis genannt wird (36, Fig. 35, 36, *t.*) und die ebenso wie Ovarium und Oviduct zweifach in der Larve vorkommt, findet man auch in meinem Exemplare (Fig. 14, *test.*). Ausserdem kann man die Ansicht vertreten, dass die Larve mit einem Punkte des reifen Ovarium an der Leibeswand festsitzt. Professor NIERSTRASZ sagte mir, dass auch er diese Frage in Betracht gezogen, doch wegen der Undeutlichkeit

dieser Stelle im Präparate diese Meinung aufgegeben hatte. Da nun aber in meinem Exemplare dieser Körper ganz deutlich festsitzt, kann man eher annehmen, dass dieses auch von der Larve gilt. Ausserdem nimmt NIERSTRASZ an, dass die andere Seite der Larve mit einer Falte in der Mantelhöhle geankert liegt (36, p. 20 und Fig. 36, 38). Nach Analogie mit meinem Exemplare scheint mir dieses nicht wahrscheinlich. Es befindet sich nämlich an dieser Stelle in NIERSTRASZ' Präparate ein anderer Körper, der im Bau genau mit dem freiliegenden Körper *y* in meinem Exemplare übereinstimmt (Fig. 16, *y*). Derselbe umfasst auch Kerne, nur einen Kanal und Muskelfibrillen, die NIERSTRASZ auch in der Falte findet (36, p. 20). Er liegt auch mit der einen Seite an der Mantelwand (Fig. 16, *m.*) und an der anderen Seite drückt er die Larve ein (Fig. 16, *la.*). Die Spitze an der Falte in NIERSTRASZ' Zeichnung (36, Fig. 36, *f.*) scheint mir von Kernen einer Kiemenlamelle geformt zu sein, die ungefähr an dieser Stelle auftritt (Fig. 17, *k. la.*). Was also NIERSTRASZ für eine Falte der Larve hält, mit der sie sich in der Mantelhöhle festankert, halte ich für einen Körper, mit Körper *y* in meinem Exemplare übereinstimmend. Ob er ganz abgesondert von der Larve liegt, oder ob er mit ihr in Verbindung steht, ist nicht sicher zu sagen. Das Einzige, das wirklich als Tatsache hinstellbar ist, ist, dass Körper *z* in meinem Exemplare und die Larve des von NIERSTRASZ beschriebenen aus verschiedenen Gründen mit einander vergleichbar sind, nämlich wegen des Auftretens des Organes mit der blau gefärbten Masse, dem Testis, der Kanäle und der Tatsache, dass beide Körper mit der Leibeswand der Schnecke verbunden sind. Die Larve würde dann ein weiter fortgeschrittenes Stadium repräsentiren als der Körper in meinem Exemplare.

Was aber sind diese Körper und welche sind ihre Funktionen? Die Auffassung NIERSTRASZ' von diesem Körper als pädogenetische Larve (36, p. 20, 21) scheint plausibel und ist vielleicht die annehmbarste; doch eine pädogenetische Larve, die an der Leibeswand festsitzt, scheint sehr sonderbar, um so mehr weil ich aus meinem Präparate den Eindruck gewinne, dass das Kör-

perepithel *y* in das Leibesepithel der Schnecke übergeht und darum von keinem Verankern die Rede sein kann. Man fragt sich nun, ob man hier an eine Knospenbildung denken kann, die bei der festsitzenden Lebensweise auftrat; dann sollte aber die Interpretation NIERSTRASZ' von einem Velum nicht standhalten. Eine falsche Interpretation ist aber leicht möglich, weil der Körper nicht gut conservirt war und kein Material zur Vergleichung bestand. Aber ausser der Tatsache, dass eine Knospenbildung an und für sich, ohne Analogon in dieser Tiergruppe, schwer anzunehmen ist, ist die Lebensweise dieser Tiere im Vergleich mit anderen parasitischen *Eulimidae* eine wenig festsitzende. Im Zusammenhang mit dem oben Beschriebenen erwähne ich auch die einzelnen Einbuchtungen des Körpers *z*. Eine befriedigende Erklärung liegt noch fern. Jedenfalls ist es ein Organ, das bei der Fortpflanzung der Schnecke eine Rolle spielt, und das Vorkommen zweier gleichartiger Körper in zwei Exemplaren von *Stilifer sibogae* ist eine wichtige Tatsache.

Auf Seite 21 sagt NIERSTRASZ noch: „In der Mantelhöhle der Schnecke befinden sich zahlreiche Eier und junge Embryonen. Ohne Zweifel stammen alle diese Embryonen von der Mutterschnecke selbst. Möglich ist es, dass auch die Larve ein Abkömmling der Schnecke ist; dann hätte aber die ausserordentlich frühe Entwicklung der Geschlechtsorgane der Larve kaum einen Zweck. Ich glaube, dass man ebensogut annehmen darf, dass die Larve ein Abkömmlung einer der drei auf demselben Wirt schmarotzenden Schnecken ist, welcher in einem jungen Stadium die Elternform verlassen hat und in die Mantelhöhle unserer Schnecke gelangt ist um hier, ohne ihre Körperförm zu ändern oder zu vergrössern, wozu der Raum auch kaum vorhanden wäre, seine Geschlechtsanlagen schnell zu entwickeln und reifen zu lassen". Hierfür spricht, dass in meinem Exemplare noch kein einziges Ei oder Embryo in der Mantelhöhle liegt.

Der zweite Körper bleibt auch unaufgeklärt. Die Tatsache, dass er in beiden Exemplaren in gleicher Weise den anderen Körper *z* eindrückt, dass er ihm ganz nahe liegt, dass er in

beiden Fällen vollkommen denselben Bau hat und ausserdem in keiner Weise den Embryonen in der Mantelhöhle gleicht, unterstützt die Ansicht, dass er doch mit Körper *z* im Zusammenhang steht.

Von dem dritten Körper (Fig. 8, 10, *x*) in meinem Exemplare kann man nicht viel anderes sagen als dass er auf dieselbe Weise wie *z* mit dem Leibe der Schnecke verbunden ist und der Inhalt wenig differenzirt ist.

Im Rückblicke auf die Vergleichung der drei Schnecken kann man ohne Zweifel sagen, dass das oben beschriebene Exemplar ein *Stilifer sibogae* ist. Die Diagnose, die man von diesen drei Exemplaren von *Stilifer sibogae* stellen kann, ist folgende: *Stilifer sibogae* Schepman et Nierstrasz.

Form der Schale: oval, ungenabelt, mucro, unterste Windungen convex, Rand der Columella stark gebogen, dünn.

Grösse der Schale. Von 1 mm—3$^1/_2$ mm.

Fuss ziemlich gut entwickelt, variirend. Kein Metapodium und kein Operculum. Fusssohlendrüse und enorm entwickelte Randdrüse vorhanden.

Schnauze kurz und breit, contractil; Pharynx mit radiären Muskeln. Magen und Leber fehlen. Analöffnung vorhanden oder fehlend.

Tentakeln mit Augen vorhanden; die letzteren liegen unter der Oberfläche tief im Bindegewebe an der Basis der Tentakeln. Otocysten vorhanden. Mantelhöhle mit Kieme normal entwickelt.

Scheinmantel bildet keinen vollständigen Ring um die Schnauze, er umhüllt die unterste Windung noch nicht ganz.

Hermaphrodit. Geschlechtsgang variirend. Gut entwickelter Penis vorhanden.

Niere und Herz normal entwickelt.

Nervensystem sehr conzentrirt; Visceralganglion fehlt; die Visceralstränge zum Teil anwesend.

Lebt oberflächlich parasitirend auf *Salmaceis dussumieri* Agass., auf *Pleurechinus maculatus* Mort., auf *Prionechinus sagittiger* Agass. Gesammelt von der Siboga-Expedition in der Strasse

Bougainville, bei Neu-Guinea und im Ceram-See und im Zoologischen Museum in Utrecht aufbewahrt, ohne genaue Angabe des Fundortes.

Zum Schluss kann man noch bemerken, dass *Stilifer sibogae* eine gewisse Variabilität zeigt, unter andern im Bau des Fusses, in der grösseren oder kleineren Reduction des Darmkanales und dem Grade des Hermaphroditismus. Dieses unterstützt die Auffassung von NIERSTRASZ (26, p. 576), dass man in der Gruppe der parasitischen *Eulimidae* eigentlich nur Entwicklungslinien angeben kann.

Trotz dieser grossen Variabilität scheint es mir doch besser für die drei Formen von *Stilifer sibogae* keine verschiedene Arten anzunehmen. Man sieht wie auch gerade in dieser Tiergruppe die Ungewissheit des Begriffes „Art" ohne experimentelle Basis zu Tage tritt, und dass er eigentlich nur aus praktischem Gesichtspunkt zweckmässig ist.

KAPITEL III.

HISTORISCHE ÜBERSICHT ÜBER DIE SYSTEMATIK DER PARASITISCHEN EULIMIDAE.

Hier folgt die Behandlung der Hauptfrage, nämlich an welche freilebenden Tiere sich die Gruppe von Parasiten, zu welchen *Stilifer sibogae* gehört, anschliesst. NIERSTRASZ hat in seinen Zusammenfassung (26, p. 538) die Parasiten *Eulima*, *Robillardia*, *Mucronalia*, *Stilifer*, *Megadenus*, *Rosenia*, *Pelseneeria* und *Gasterosiphon* zur Familie der freilebenden *Eulimidae* gerechnet.

Es ist interessant historisch zu prüfen, aus welchen Gründen er und andere Forscher zu dieser Annahme gekommen sind.

Der erste Parasit dieser Reihe, der zugleich auch der erste rezente parasitische Gastropode war, wurde von BRODERIP (8) in 1832 beschrieben und *Stilifer astericola* genannt. Eigentlich war 1826 von TURTON schon ein Gastropode beschrieben worden, der zwischen den Stacheln von einem Echinoderm lebte. Er reihte

ihn unter die Gattung *Phasianella*, spricht aber nicht über den Parasitismus dieser Form (42, p. 367). BRODERIP meinte, dass auch diese *Phasianella* zur Gattung *Stilifer* gehört, er nennt sie *Stilifer turtoni* und findet genügende Gründe für diese beiden Formen eine neue Familie zu schaffen, nämlich *Stiliferidae*.

In einer Veröffentlichung der SARASINS (35, p. 21) findet man die Meinung einiger späteren Autoren über diese Formen. Inzwischen wurden auch andere *Stiliferi* beschrieben. Man muss hierbei aber in Betracht ziehen, dass zu jener Zeit meistens nur die Schale des Tieres beschrieben wurde, und nur wenig von den auswendigen Charaktereigenschaften und der Lebensweise. ROSÈN giebt eine ziemlich vollständige Aufzählung der beschriebenen *Stiliferi* (34, p. 10). Die Identität ist aber aus obengenannten Gründen im keinem der *Stiliferi* sicher zu stellen. JEFFREYS zählt in 1867 *Stilifer* auch noch zu der Familie der *Stiliferidae* (17). In 1864 (16) gibt er eine kritische Übersicht über die systematische Stellung, die *Stilifer* seiner Meinung nach einnehmen soll. Er meint wie FISCHER, dass *Stilifer* kein wirklicher Parasit sei, weil er von den Excrementen von Echinodermen lebe. JEFFREYS hat aber nur *Stilifer turtoni* beobachtet. Die *Stiliferidae* sollten in der Nähe von den *Pyramidellidae* stehen und sollten auch Verwandtschaft mit *Leptoconcha* und *Magilus*, die in Korallen leben, haben wegen der quasi-parasitischen Lebensweise, die sie führen. Er nennt auch den Besitz oder das Fehlen eines Operculums ein gutes Kriterium für Verwandtschaft. Man sieht hier also, welche eigentümliche Kennzeichen benutzt werden um die Verwandtschaft fest zu stellen. Über die Verwandtschaft der *Stiliferidae* mit *Eulima* sagt er, dass die Annahme von D'ORBIGNY unbegründet ist, weil es wohl Tatsache ist, dass *Eulima*-Arten im Magen von Holothurien gefunden werden, aber dass die *Eulimen* von diesen Tieren gefressen worden sind. Zwei neue parasitische Formen, in und auf Holothurien lebend, werden noch von SEMPER (39) beschrieben. Er rechnet beide zur Gattung *Eulima*.

In 1885 erscheint dann zum ersten Male eine moderne Beschrei-

bung, in der die Anatomie nicht ganz vernachlässigt ist, nähmlich von den SARASINS (35). Sie nennen ihre Form *Stilifer linckiae*. Bei der Frage, in welche Familie er gehört, sprechen sie auf p. 26 von drei parasitischen Formen, die in der Literatur mit einander verwechselt sind: *Eulima*, *Stilifer* und einem Ectoparasit, der, wie sie meinen, noch keinen berechtigten Namen hat, aber schon in 1860 durch ADAMS (1) *Mucronalia* benannt worden ist. (ROSÈN giebt auf Seite 13 eine Übersicht von der Gattung *Mucronalia*, d.h. von den Formen, die unter diesem Namen beschrieben worden sind. Aus denselben Gründen wie bei *Stilifer* ist auch hier keine einzige Form mit Sicherheit zu identifizieren.) Sie kömmen zu der Schlussfolgerung *Stilifer* von *Eulima* abzuleiten wegen der Übereinstimmung der Schale und der Tatsache, dass viele freilebende *Eulima*'s halb parasitisch leben.

Diese Annahme ist von den späteren Untersuchern geteilt. Als nämlich durch den wertvollen Versuch SCHIEMENZ' in 1887 (38), eigenartige entoparasitische Gastropoden von ectoparasitischen Formen abzuleiten, das Interesse für diese Tiere angefacht worden war, und nachdem SIMROTH in 1895 (40) und HESCHELER in 1900 (15) eine Übersicht über die anatomisch beschriebenen parasitischen Gastropoden gegeben hatten, wurde auf Expeditionen (Siboga), biologischen Stationen und in Museen mehr Aufmerksamkeit auf das Suchen dieser Tiere gelenkt, welche durch ihre geringe Grösse so leicht übersehen werden. So sind denn auch nach 1900 öfters neue Formen gefunden und beschrieben worden. NIERSTRASZ sagt hierüber (26, p. 595): „Die Zahl der bekannten parasitisch lebenden Gastropoden hat sich stark vermehrt. Vor 13 Jahren kannte man im ganzen nur 14 Formen, von denen etwas mehr als die Schale oder der Habitus bekannt war, während die Zahl jetzt 36 beträgt". Er giebt dann eine Liste dieser Formen.

Alle Untersucher waren aber derselben Meinung wie die SARASINS, nämlich, dass die eine Gruppe von freilebenden *Eulimidae* abzuleiten ist. HESCHELER sagt (15, p. 399): „In geradezu überraschend klarer Weise lassen sich die durch die parasitische Lebensweise hervorgerufenen Veränderungen in der Organisation bei der

zweiten Gruppe von parasitischen Schnecken, deren Formen von freilebenden *Eulima*-Arten abzuleiten sind, Stufe für Stufe verfolgen." PELSENEER (28, p. 158) bringt die Tiere in seiner Systematik auch zu den *Eulimidae*.

Mit Recht bemerkt ROSÈN aber (34, p. 2): „Von den parasitischen Formen haben alle Verfasser, die sich in dieser Frage geäussert haben, als gewiss angesehen, dass sie alle, mit einer Ausnahme, von der Gattung *Eulima* abzuleiten seien; sonderbar hat sich aber noch keiner dazu entschlossen, diese Gattung zu untersuchen. Die Kenntnis ihrer Anatomie hat sich bisher auf die Angabe beschränkt, dass eine Radula fehlt; auf diese Grundlage aber eine Verwandtschaft aufzubauen, ist um so gefährlicher, als die Radula auch bei einigen anderen Prosobranchiern fehlt. Der eigentliche Grund, weshalb frühere Verfasser von *Eulima* ausgegangen sind, scheint mir darin zu liegen, dass viele Arten dieser Gattung eine halb-parasitische Lebensweise führen. Diese Begründung ist jedoch ebenso nichtssagend wie die vorige". Er hat dann auch zwei *Eulima*-Formen zum Gegenstand seiner Untersuchung gewählt. Die eine ist auch ein Entoparasit und hat Ähnlichkeit mit dem parasitischen *Megadenus* (34, p. 66); bei der anderen freilebenden Form von *Eulima polita* gibt er an, die interessante Entdeckung gemacht zu haben, dass dieser eine gut entwickelte Radula hat, während es als merkwürdiges Kennzeichen der *Eulimidae* gilt, dass sie keine Radula besitzen. Zu bedauern ist übrigens diese kurze und unvollkommene Beschreibung, so dass drei Jahre später NIERSTRASZ (26, p. 578) sagt: „Und wenn ich mit KOEHLER & VANEY (10, p. 213) annehme, dass diese Vorfahren bei den freilebenden Eulimiden zu suchen sind, muss anerkannt werden, dass wir noch weit davon entfernt sind, diese Vorfahren zu kennen. Ohne Zweifel werden Untersuchungen über den Bau freilebender Eulimiden uns hochinteressante Tatsachen liefern können".

KOEHLER & VANEY (23) beschrieben nämlich in 1912 ausserdem die parasitische *Eulima equestris* und fanden anatomische Übereinstimmung mit *Mucronalia*, *Pelseneeria* und *Mega-*

denus. Die Ansicht von KOEHLER & VANEY, ROSÈN und NIERSTRASZ über die Verwandtschaft mit *Eulimidae* beruht also auf der Ähnlichkeit zwischen den parasitischen *Eulima equestris* und *Eulima distorta* mit den übrigen Formen.

Wie schon gesagt, konnte ich einige Exemplare der freilebenden *Eulima polita* von der Biologischen Station in Plymouth bekommen.

KAPITEL IV.

ANATOMISCHE BESCHREIBUNG VON EULIMA POLITA.

Nach der Beschreibung jedes Organes wird jedesmal ein Vergleich mit dem der Gruppe der parasitischen *Eulimidae* folgen.

Die Bemerkung von NIERSTRASZ (26, 537), dass die Sammelwut viele Conchyliologen dazu treibt in einem Gastropoden nur den Träger einer Schale zu sehen mit vollkommenem Übergehen des Inhalts, und dass andererseits die anatomische Beschreibung ohne Determination nach der Form und Structur der Schale auch zu verwerfen ist, ist volkommen gerecht. Ausserdem gab es einen besonderen Grund, weshalb genaue Determination nach der Schale erwünscht war.

Herr SCHEPMAN, der bekannte Conchyliolog, der bei der Bearbeitung der parasitischen Gastropoden von NIERSTRASZ immer den conchyliologischen Teil übernahm, war so freundlich die Exemplare aus Plymouth sorgfältig zu determinieren. Er schrieb mir hierüber, dass die Exemplare übereinstimmen mit dem, was die meisten Autoritäten als *Eulima polita* beschreiben. Drei Exemplare wurden anatomisch untersucht, und zwar zwei weibliche und ein männliches. Von einem der Exemplare war die Schale zum grössten Teil defect (Fig. 18). Ein Nachteil ist also, dass dieses nicht nach der Schale determiniert werden konnte. Bald aber zeigte sich diesem Nachteil ein sehr wichtiger Vorteil gegenüber. Dieses Exemplar, welches ich weiterhin *A* nennen werde,

ist nämlich sehr gut konserviert, während zwei andere, *B* (Fig. 20) und *C*, die, was die Schale anbetrifft, unverletzt waren, viel weniger gut verhalten sind, so dass die histologischen Eigentümlichkeiten in den meisten Fällen nur an *A* zu sehen sind. Das Konservirungsmittel für *A*, Sublimat + 5 °/₀ Essigsäure, scheint besser gewirkt zu haben als das für *B* und *C*, für die nur Sublimat benutzt wurde; ausserdem hinderten die Schalen von *B* und *C* das Konservirungsmittel gut in die Exemplare einzudringen.

Es wurden drei Exemplare geschnitten. Dazu wurden sie erst entkalkt in salpetersäurem Alkohol (3 °/₀ Salpetersäure in 90 °/₀ Alkohol). *A* wurde mit Hämalaun gefärbt und sagittal durch den Kopf geschnitten. Dicke der Durchschnitte $12^1/_2$ μ. Länge nach der Entkalkung $10^1/_2$ mm (Fig. 19). *B* mit Pikrokarmin gefärbt. Quer auf die Achse der Windungen geschnitten. Dicke der Schnitte $7^1/_2$ μ. Länge mit der Schale 14 mm, ohne Schale 10 mm. Anzahl von Windungen nach dem Entkalken 6 (Fig. 21). *C* in Karmalaun gefärbt, sagittal durch den Kopf geschnitten. Dicke der Schnitte erst $12^1/_2$ μ, später 15 μ. Länge ohne Schale 11 mm. Anzahl der Windungen nach dem Entkalken 7 (Fig. 22).

DIE SCHALE.

B und *C* wurden von Schepman als *Eulima polita* determiniert. Über die Schale selbst glaube ich nichts mehr zu sagen zu haben, höchstens noch zur Illustration der Zeichnung, dass sie ganz weiss und porzellanartig ist. Aus der anatomischen Untersuchung zeigte sich, dass *A* im Bau vollkommen mit *B* übereinstimmt. In Bezug auf den Bau und den Habitus des anwesenden Schalenteiles und des entkalkten Tieres und im Zusammenhang mit dem Fundorte, kann man mit der allergrössten Wahrscheinlichkeit sagen, dass *A* eine *Eulima polita* ist.

Eulima ist eine im Allgemeinen gut erkennbare Gattung. Der Name ist ihr von Risso in 1826 gegeben worden. Er beschreibt (33, p. 123) die Arten *Eulima elegantissima*, *glaberrima*, *striata* und *subulata*. Doch ist *Eulima polita* (Linn.) viel länger bekannt

wie schon der Name LINNAEUS andeutet der *E. polita* als *Helix polita* beschreibt. *Eulima* kommt schon fossil im Trias und Eocaen vor. Unter Anderen sind von COSSMAN (11) eine Anzahl *Eulima's* im Eocaen beschrieben. In FISCHER's „Manuel de Conchyologie" findet man unter anderen eine Beschreibung der Schale von *Eulima polita.* Im Laufe der Zeit sind in den verschiedenen conchyliologischen Arbeiten ausserordentlich viel *Eulima*-Arten beschrieben und abgebildet worden (u. a. 43 von WATSON in 1886 bei der Bearbeitung des Materials der Challengerexpedition.

Nun ist eben die Übereinstimmung der Schale einer der Gründe gewesen, um welche schon früher *Stilifer* zu *Eulima* gerechnet wurde. Dass also eine Ähnlichkeit zwischen diesen besteht, ist wohl zu erwarten. Wenn man dann in COSSMANN (12) eine *Eulima heronvalensis* abgebildet sieht, die weniger den *Eulima's* gleicht als viel mehr den Abbildungen, die von den SARASINS (35), KÜKENTHAL (19) und NIERSTRASZ (36) von *Stilifer* gegeben sind, und wenn man weiterhin bei den SARASINS (35, p. 27) liest: „Es ist nun freilich eine Bestimmung der verschiedenen Stiliferiden nach ihren Schalen schwierig genug, da dieselbe in ihrer Form ganz allmählich in die von *Eulima* übergehen", fragt man sich, ob wirklich ein Unterschied besteht, und ob Gründe da sind, um nach der Schale eine selbständige Gattung von *Eulima* abzutrennen. Gerade in einer Gruppe wie die Mollusken, bei welchen man an den Schalen so sehr viele kleine Variationen und Übergänge findet, und diese unter verschiedenen äusseren Umständen so sehr in Grösse variieren können und selbst im Verhältnis von Länge und Breite (11, p. 90 Fig. 35 und p. 89), wird es klar, dass die Bestimmung von Gattung und Art immer einigermassen willkürlich sein muss, weil sie von der Auffassung des Beobachters und von der Grösse des Untersuchungsfeldes abhängt. NIERSTRASZ (26) sagt auf p. 567 in Bezug auf SCHEPMAN's Auffassung und den Vergleich der verschiedenen Schalen: „So wie es jetzt mit unserer Kenntnis der Schalen steht, ist es ganz und gar unmöglich, conchyliologisch so viele verschiedene Arten voneinander zu trennen; der Schalenstruktur

nach sind wir berechtigt, vielleicht nur drei Gattungen aufrecht zu halten: *Eulima*, *Mucronalia* und *Stilifer*. Hier müssen neue Untersuchungen der Conchyliologen einsetzen". Durch die Freundlichkeit des Herrn SCHEPMAN war es mir möglich in seiner sehr interessanten Sammlung die verschiedenen Schalenformen zu sehen und durch ihn noch besser belehrt zu werden, in wie fern *Stilifer* und *Mucronalia* sich von *Eulima* unterscheiden.

Die Schalen der anderen Parasiten, *Gasterosiphon*, *Rosenia*, *Pelseneria* und *Megadenus*, können aus den von SCHEPMAN (26, p. 383) angeführten Gründen nicht in Betracht kommen. Nach SCHEPMAN ist *Eulima* eine Form mit typischem Habitus, ohne Mucro; die Columella ist gerade und dick.

Stilifer aber hat einen Mucro und die Columella ist rund und dünn. SCHEPMAN bemerkt noch dazu, dass nur einige der *Stiliferi* richtig determinirt sind, weil früher Formen, die nicht wirklich *Eulima* waren, *Stilifer* genannt wurden, u. a. *Stilifer eburnea* Desh., die später als *Mucronalia* erkannt wurde. *Mucronalia* hat einen Mucro, die Columella ist gerade und dick.

Es gibt noch einige kleinere Unterschiede; z. B. *Eulima* hat deutlichere Mundstreifen und ist meistens schlanker; bei *Stilifer* fehlt das Operculum; bisweilen ist die Schale hornartiger; doch nach SCHEPMAN sind der Mucro und die Columella die einzigen kennzeichnenden Unterschiede, die Recht geben die drei Gattungen *Eulima*, *Stilifer* und *Mucronalia* beizubehalten. Aber jedenfalls sollte man nach SCHEPMAN über mehr Material verfügen und auf's Neue untersuchen, ob diese Auffassung die rechte ist. Die Familie der *Eulimidae* scheint ihrer Eintönigkeit wegen das Interesse der Conchyliologen nicht sehr zu fesseln, und auch sind die Formen nicht so leicht zu bekommen. Die obengenannte Bemerkung der SARASINS (35, p. 27) ist nicht gut begründet, man müsste Reihe nach Reihe von Formen untersuchen um diese Behauptung aufstellen zu können. KOEHLER & VANEY (23, p. 213) meinten, dass die letzten drei Windungen von *Eulima equestris* mit dem Mucro von *Stilifer* und *Mucronalia* übereinstimmten. NIERSTRASZ bemerkt aber (26, p. 566) „dies ist nun

nicht richtig, denn der Mucro der letztgenannten drei Genera wird von der Embryonalschale gebildet, was mit den oberen Windungen bei *Eulima* nicht der Fall ist". Ob der sogenannte Mucro aus der embryonalen Schale entsteht, habe ich nirgends feststellen können, ebensowenig, ob die ersten Windungen der Schale immer die Embryonalschale repräsentieren. Wohl ist die Embryonalschale oft von der ausgewachsenen verschieden (28, p. 133).

Der Mucro scheint mir nichts anderes als die erste Windung der Schale zu sein, die in diesen Fällen in gewisser Hinsicht anders geformt ist als die der anderen Arten (*Stilifer*, *Mucronalia*). Dieses tritt sehr stark bei dem Prosobranchier *Megalatractus proboscidiferus* in's Auge, einer sehr grossen Schnecke, wobei in den Exemplaren, in welchen der Mucro nicht abgebrochen ist, dieser wie eine grosse Spitze hervorragt. Aber doch sind die Windungen von *Eulima equestris* nicht mit einem Mucro zu vergleichen.

AUFTRETEN UND LEBENSWEISE.

Die Exemplare von *Eulima polita* stammen aus der Nähe von Plymouth, wo sie eine Strecke ausserhalb des Hafens bei „Rame Eddystone" mittels eines Dampftrawlers gefischt sind.

Eulima umfasst zum grössten Teil tropische Formen, in verschiedenen Tiefen des Meeres vorkommend; ein Parasit ist sogar Tiefseeform (*Eulima ptilocrinicola* Bartsch). Einige Arten sind europäisch. Unter den letzten ist *Eulima polita* die grösste.

Buchner (9) gibt als Verbreitungsgebiet von *Eulima polita* an: „In der Nordsee, hauptsächlich an der schottischen Küste, dann im Atlantischen Ozean an allen Europaeischen Küsten und von da ins Mittelmeer eindringend". Sucht man Beschreibungen der Lebensweise der *Eulima*-Arten, dann findet man meistens nicht viel mehr als: „In blue mud, in muddy sand, coral sand, between Zostera and under stones, coralline zone floating" und ähnliche nichtssagende Angaben (17 und 43). Doch ist bekannt, dass *Eulima*'s auch halbparasitisch leben; dieses ist u. m.

ein Grund, weshalb man parasitische Gastropoden von diesen Formen abgeleitet hat.

Ich habe über die Lebensweise der *Eulima*-Arten in der Literatur nicht viel finden können.

FISCHER (Manuel de Conchyologie) giebt an, dass sie oft in Holothurien leben und in Neu-Kaledonien auch manchmal auf Asteriden gefunden werden. Nach JEFFREYS (17) ist *Eulima* nicht parasitisch; die *Eulima's* die in Holothurien gefunden werden, sollen angeblich von den letzteren gegessen worden sein. WATSON (43, p. 507) stimmt mit der Meinung von JEFFREYS überein und sagt, dass die *Eulima*-Arten nicht im lebenden Gewebe in Tieren leben, sondern sehr viel von deren Excrementen. In Madeira fand er sie immer in Gruppen von vier oder fünf zwischen den Stacheln von *Echinus esculentus* bei der Analöffnung von diesen Echinodermen.

Unzweifelhaft sind aber in den letzten Jahren echt parasitische *Eulima*-Arten beschrieben, nämlich:

1907. BARTSCH. *Eulima ptilocrinicola* auf dem Tiefseecrinoid *Ptilocrinus primatus* Clark; Britisch Columbia, 1538 Faden. Diese Art bewegt sich wahrscheinlich, weil viele Löcher auf einem Crinoid gefunden wurden (2).

1907. BARTSCH. *Eulima capillastericola* auf *Capillaster multiradiatus* Linn.; Singapore (3).

1910. ROSÈN. *Eulima distorta* in einer Holothurie (34).

1912. KOEHLER & VANEY. *Eulima equestris* auf *Stellaster equestris* Retzius; aus dem Museum in Calcutta (23). In der Gattung *Eulima* giebt es also zwei Arten die parasitisch leben; von der Lebensweise der übrigen weiss man sehr wenig, höchstens, dass sie dann und wann auf Echinodermen gefunden worden sind. Dieses kann keineswegs ein Grund sein, um andere Parasiten von *Eulima* abzuleiten, wie es früher angenommen wurde. Diese Übereinstimmung kann immerhin sehr gut auf Konvergenz beruhen und braucht nichts mit der Verwandtschaft zu tun zu haben.

Nun zu *Eulima polita* selber. Der Zettel, mit dem ich die

Tiere empfing „dredged from Rame Eddystone Grounds", besagt an und für sich nichts. Es ist sehr gut möglich, dass die z. B. auf Echinodermen sitzenden *Eulimae* sich beim Heraufholen des Trawls herunterfallen liessen. Mr. SMITH war so freundlich mir nachher mitzuteilen, was er über die Lebensweise und den Fundort von *Eulima polita* in der Gegend von Plymouth wusste. Ich lasse die Einzelheiten hiervon folgen:

„*Eulima polita* has been recorded here from almost every dredging station outside the breakwater, especially where the bottom is muddy gravel, at a depth of anything from fifteen to thirty fathoms. I also remember several from New Grounds on fairly clean shelly gravel, just inside the West end of the Breakwater, about six fathoms deep.

I have never heard of it being associated with any Echinoderm, there are however large beds of *Ophiotrix fragilis* and *Ophiocoma nigra* in many places in the area named above and in the Rame Eddystone Grounds *Echinus esculentus* and *Echinus acutus* are very common, here also we get *Asterias rubens*, *A. glacialis*, *Linckia*, *Astropecten*, *Parania*, *Palmipes*, *Solaster*, *Henricia*, *Ophiura*, *Spatangus*, *Echinocardium*, *Echinocyamus*, *Holothuria* etc. all fairly abundantly. I do not think I have ever known of more than about half a dozen specimens of *Eulima polita* being brought in at once. *Alcyonium*, *Chaetopterus* and *Polycarpa* intermixed and with *Halocerium* growing theron are also common on the same ground. But take for instance Stoke Point Grounds where *Eulima* is accorded as taken „occasianally". Here there are *Ophiotrix* in quantity and also *Ophiocoma*, very few *Echinus* or *Echinocardium* etc. but many Mollusks, *Turritella* being very common, small Hermit crabs, Ascidians (small *Phallusia*), no *Polycarpa* or *Alcyonium* or *Halocerium* to speak of, *Antedon* in local patches; *Astropecten* and *Ophiura ciliaris* are not uncommon and it is fairly rich ground for *Sarcodictyon*".

Ist nun *Eulima polita* freilebend? Sicher wissen wir es nicht. In Verbindung mit dem Vorhergesagten können wir aber *Eulima polita* als freilebende Form ansehen, mit der Möglichkeit, dass

sie sich auf Kosten der Echinodermen, die in grosser Anzahl auf demselben Orte vorkommen, nähren. Dann kann man weiterhin über die Frage uneinig sein, ob man *Eulima polita* in diesem Falle freilebend oder temporär parasitisch nennen soll.

SLUITER (41), der in seiner Einleitung die Definition vom Parasitismus behandelt, sagt auf pag. 2: „Het blijkt dus wel, dat de grens, die men hier trekt, eene geheel willekeurige is, eigenlijk alleen afhangende van de grootte van het aanvallende dier".

Dieses wird sofort durch die *Eulima's* illustriert, die man auf Echinodermen fand und die man Halbparasiten nannte und viele andere höhere Prosobranchia, wie z. B. *Buccinum* und *Natica*, die als Räuber auf eigenartige Weise andere Mollusken anfallen und sich von ihnen nähren. Allein wegen ihrer Grösse dachte man nicht daran sie Parasiten zu nennen. Eine scharfe Grenze ist nicht zu ziehen.

Das Wichtigste ist aber, dass vorläufig durch das Obengesagte die Lebensweise von *Eulima polita* soviel wie möglich von allen Seiten betrachtet worden ist. Es wäre der Mühe wert in der Biologischen Station zu Plymouth die Lebensweise von diesen Tieren näher zu studieren.

SCHEINMANTEL.

Die drei Exemplare haben kein Anzeichen von einem Scheinmantel. Dieses stimmt mit ROSÈN's *Eulima polita* überein (34, p. 65). Beinahe alle parasitischen *Eulimidae* besitzen einen Scheinmantel. Doch ist dieses kein Argument gegen die Verwandtschaft mit *Eulima polita*, weil der Scheinmantel als Neubildung zu betrachten ist, die mit der parasitischen Lebensweise auftritt; er fehlt dann auch bei den Formen, die sich noch frei bewegen (*Eulima distorta*, *Mucronalia variabilis*). Er ist nur im geringen Masstabe bei oberflächlich parasitierenden Formen entwickelt (*Stilifer sibogae*, *Mucronalia* sp., *Mucronalia eburnea*) und sehr gross bei tief parasitierenden wie *Stilifer celebensis*, *Stilifer linckiae*, *Gasterosiphon*. Es ist schade, das *Eulima ptilocrinicola* (2), ein echter Ectoparasit, nicht weiter in dieser Hinsicht untersucht ist.

Bei *Eulima equestris* vonKOEHLER & VANEY kommt aber

eine Anlage eines Scheinmantels vor. Eine andere Frage ist: ist dies ein Grund für die Verwandtschaft von anderen Parasiten mit der Gattung *Eulima*?

Weil der Scheinmantel eine Neubildung ist, konnte dies nur so sein, wenn man voraussetzen konnte, dass der Scheinmantel bei freilebenden *Eulimidae* potentiell anwesend war, z.B. als eine Eigenschaft um auf bestimmte Reize mit der Bildung eines Scheinmantels zu reagieren. Diese Voraussetzung ist aber natürlich vollkommen hypothetisch.

Das Auftreten des Scheinmantels ist an und für sich interessant, weil man hier eine Reihe von Formen hat, obwohl keine lineare (26, p. 576), worin ein Organ von der ersten Anlage an bis zur vollen Entwicklung stufenweise zu verfolgen ist. Wie der Scheinmantel entstanden ist, bleibt noch vollkommen unklar. Nach Rosèn ist die Aussage von Schiemenz sehr annnehmbar, nämlich, dass die Function des Scheinmantels, z. B. bei *Stilifer linckiae*, die folgende ist: immer einen freien Raum um die Schnecke zu schaffen, der in Verbindung mit der Aussenwelt steht, während sie sonst leicht durch den Wirt eingekapselt werden könnte. Er sagt (34, p. 23): „Nur es ist so gut wie sicher, dass sich der Scheinmantel als solches Schutzorgan entwickelt hat". Dass der Scheinmantel bei *Stilifer linckiae* und *Stilifer celebensis* diese Funktion hat, scheint mir sicher. Ob es sich aber als Schutzorgan entwickelt hat, ist eine Frage. Rosèn's Gedankengang scheint mir auf darwinistische Grundlage zu ruhen, und ist hier vielleicht sehr verleitend. Man fragt sich dann aber, wo die schützende Funktion des Scheinmantels bei dem oberflächlich parasitierenden *Stilifer sibogae* liegt, analog zu der Frage der Funktion der ersten Anlage eines Flügels. Weiterhin hat Rosèn's *Megadenus holothuricola* einen gut entwickelten Scheinmantel (34, Fig. 1, 2, 3); das Tier lebt aber in den Wasserlungen der Holothurien, durchbohrt die Wand mit der Proboscis, doch liegt sonst ganz frei in den Lungen. Dabei ist eine besondere Einrichtung für das Erneuern von Atemwasser, für den Abgang der Eier und Abfallproducten nötig. Rosèn sagt (34, p. 23): „Man muss aber annehmen, dass der bei dieser Gat-

tung doch vorkommenden Scheinmantel eine schützende Funktion anderer Art hat. Es kann hier nur davon die Rede sein den Schmarotzer vor etwaigen zu starken Druck beim Aus- und Einpressen des in den Wasserlungen enthaltenen Wassers wie auch die Eiermasse zu schutzen, welche vom Männchen auswendig auf der Schale getragen wird.

Weshalb man hier eine Schutzfunktion annehmen soll, ist nicht klar. Ausserdem hat *Megadenus voeltzkowi*, welcher am oesophagealen Ring einer Holothurie angeheftet ist (37), auch einen gut entwickelten Scheinmantel, und der Scheinmantel von *Mucronalia parva* und *mittrei* (36, Fig. 16 und 17) ist nicht um die unterste Schalenwindung, sondern in distaler Richtung um den Rüssel geschlagen. Hier müsste Rosèn dann wieder andere Schutzfunktionen des Scheinmantels suchen.

Die primäre Ursache des Entstehens des Scheinmantels findet hierin keine Erklärung. Das Konstatiren einer derartigen Reihe ist aber an und für sich sehr wichtig.

DARMKANAL.

Der acrembolische Rüssel von *A* ist aussergewöhnlich lang; er ist ganz eingezogen und liegt in Windungen in der geräumigen Leibeshöhle (Fig. 24, *r*.). Der grösste Teil wird begrenzt von einem kubischen Schutzepithel, mit ovalen dunkel gefärbten Kernen. Dieses Epithel wird von einer Cuticula bekleidet, deren oberste Schicht stärker gefärbt ist. Um den Rüssel liegt ein Muskelmantel von inneren Ring- und äusseren Längsmuskeln (Fig. 33, *r*.). Nach dem Pharynx zu wird plötzlich das Epithel viel höher, mit basalen Kernen. Die Zellen sind reich an granulärem Protoplasma (Fig. 33, *r*.), welches in einigen Zellen sehr dunkel gefärbt ist. Man bekommt den Eindruck von einem sezernierenden Epithel. Angesichts des oben erwähnten Epithels des Rüssels kann man sich auch nicht gut denken, dass das hohe Epithel nur eine Schutzfunktion haben sollte. Ohne Experimente an lebenden Exemplaren ist hier wenig darüber zu sagen. Auch dieser Teil des Rüssels

liegt mit einer sehr grossen Anzahl von Windungen in der Leibeshöhle (Fig. 25, *r.*). Sehr plötzlich (Fig. 27, *u.*) geht nun der Rüssel wieder in einen Teil mit ganz anderem Epithel über, der auch den Eindruck eines Drüsenepithels macht (Fig. 27, r_2). Es sind Zellen von verschiedener Höhe mit vacuolenartiger Structur, in der Mitte des Epithels sieht man dunkel gefärbte ovale Kerne und basal runde Kerne (Fig. 33, r_2). Wenn es Drüsenzellen sind, scheinen sie aber alle in demselben Stadium zu sein. Die Histologie allein kann hier keine Aufklärung über die Funktion dieser Zellen geben, aber es würde doch sehr interessant sein im Zusammenhang mit der Ernährung und Lebensweise und dem übrigen eigenartigen Bau des Darmkanals dieses Tieres Näheres hierüber zu wissen. Im Laboratorium zu Plymouth eine Untersuchung der Lebensweise und der Ernährung und eine physiologische Untersuchung der Funktion dieser Drüsen zu machen, sollte eine lohnende Arbeit sein. Nirgends habe ich etwas über analoge drüsenartige Teile im Rüssel der Prosobranchia finden können.

Der Rüssel von *B* ist durch das Fehlen des letztgenannten drüsenartigen Teiles von *A* verschieden. Eine gewisse Variabilität ist hier also wahrzunehmen. Bei *C*, einem weiblichen Exemplar, ist diese noch grösser. Der ganze Darmkanal ist nämlich viel kürzer und so wenig gewunden, dass man kaum von einem Rüssel reden kann. Vor dem oesophagealen Ring liegt nur eine kurze Schleife, so dass, wenn noch ein Rüssel vorkommt, dieser sehr unbedeutend ist (Fig. 30, *oes.*). Die Frage ist, ob man diesen einfachen Darmkanal wohl auf Rechnung der Variabilität setzen kann. Oder es könnte auch eine Äusserung von sexuellem Dimorphismus sein. Die ganze Leibeshöhle ist viel enger (Fig. 30). *Eulima polita* von Rosèn hat auch einen langen Rüssel; Rosèn beschreibt aber zwei longitudinale Muskelschichten, zwischen welchen eine dünne Ringmuskelschicht liegt (34, p. 65). Sucht man nach Übereinstimmung mit parasitischen *Eulimidae*, dann findet man diese noch am meisten bei *Eulima distorta* und *Mucronalia variabilis* (34 und 37), beide mit einem langen retractilen Rüssel. Übrigens ist der Bau des Rüssels der parasitischen *Eulimidae* sehr verschieden; meistens ist der Rüssel nicht

retractil, bisweilen lang, bisweilen kurz und breit. NIERSTRASZ giebt hiervon eine Übersicht (26, p. 570). Er sagt dazu: „Denn der Parasitismus wird natürlich seinen Einfluss an erster Stelle auf den Bau des Rüssels und des Darmkanals ausüben, und da die Anpassungen an die parasitische Lebensweise bei verschiedenen Wirten sehr verschieden sind, ist eine Übereinstimmung im Bau des Rüssels und des Darmes nicht oder kaum zu erwarten". Der Rüssel und der weitere Darmkanal sind also keine guten Merkmale um die Verwandtschaft festzustellen. Doch habe ich in der Beschreibung von *Stilifer sibogae* schon auf die Wahrscheinlichkeit hingewiesen, dass seine Schnauze und die der anderen parasitischen *Eulimidae* von einem acrembolischen Rüssel abstammt, mich stützend auf die Anwesenheit von Muskelretractoren, so dass also die Schnauze keine Neubildung sondern eine Umbildung ist. Hierfür spricht auch, dass in der Gattung *Eulima* der Parasit *Eulima equestris* eine nicht retractile Proboscis hat.

PHARYNX.

Der merkwürdigste Teil des Darmkanals von *Eulima polita* ist der Pharynx. Kiefer, Radula und Speicheldrüsen fehlen gänzlich bei allen drei Exemplaren. Der Pharynx von *A* und *B* ist zylindrisch, an den Enden zugespitzt, und das Epithel ist von einem sehr dicken Muskelmantel umgeben, der zuerst aus einer Längsmuskelschicht mit lacunärem Bindegewebe besteht, dann aus einer Ringmuskelschicht (Fig. 27, *phar.*). Besonders in *B*, in dem die Muskelfibrillen durch das Pikrokarmin stärker gefärbt sind als durch Haemalaun. Bei *A* sieht man deutlich, dass die radiären Muskeln im Pharynx überwege (Fig. 32). *Eulima polita* hat also eine Saugschnauze ohne Kiefer, Radula und Speicheldrüsen. Dies ist auch merkwürdig in der Beziehung, dass radiäre Muskeln in einem Muskelpharynx, so weit ich weiss, bei Gastropoden nicht bekannt sind. Bei *C* fehlt der Pharynx ganz.

Auf p. 65 sagt ROSÈN von *Eulima polita*: „Auf die Proboscis folgt ein Pharynx von sehr verwickelter Beschaffenheit, mit Aus-

buchtungen und Drüsenbildungen und einer Radula mit zahlreichen Zähnen". Nach ihm hätte *Eulima polita* also eine Radula.

Rosèn sagt weiter: „Aus dieser Beschreibung ist mit vollig genügender Deutlichkeit hervorgegangen, dass die Gattung *Eulima* Formen umfasst, die in anatomischer Hinsicht stark von einander abweichen. *Eulima polita* muss also aus der Gattung *Eulima* ausgesondert werden; wohin sie aber zu führen ist, kann ich jetzt nicht entscheiden, da hierfür auch eine Untersuchung von anderen Formen notwendig sein würde. Dass *Eulima polita* keinen Ausgangspunkt für die Ableitung der parasitischen Formen bilden kann, ist gegeben".

Nierstrasz bemerkt hierzu (26, p. 546): „Ob indessen Rosèn nicht zu weit geht mit seiner Behauptung, es müsse *Eulima polita* aus dem Genus *Eulima* ausgesondert werden, ist sehr die Frage. Es ist wahr, dass im Bau des Vorderdarms sich grosse Unterschiede nachweisen lassen zwischen beiden Formen; Koehler & Vaney bemerken aber mit recht, dass beide Arten eine ganz verschiedene Lebensweise führen; der Commensalismus im Darm der Holothurie könnte Anlass gegeben haben, dass die Radula bei *Eulima distorta* verschwundèn und der Pharynx reduziert ist" und weiter (26, p. 571): „Da nun *Eulima polita* eine wohlentwickelte Radula besitzt, können wir nicht länger behaupten, dass die *Eulimidae* zu den Aglossen gehören".

Nur ergiebt sich aber, dass *Eulima polita* eine Radula völlig entbehrt. Es ist sehr schade, dass Rosèn bei seinem interessanten Fund weder die Form weiter beschreibt, noch Abbildungen oder eine Beschreibung der Radula giebt; 1° würde es doch sicher interessant sein zu wissen, an welcher Prosobranchierform *Eulima* nach dem Bau der Radula anschliesst, 2° hat man nun gar keine Andeutung, wie die Form eigentlich aussah. Man denkt hier sofort an die Randbemerkung Nierstrasz' auf p. 545 (26): „Rosèn erhielt *Eulima polita* von der Zoologischen Station zu Neapel (17, 15). Mit vollem Respekt für diese grossartige Anstalt glaube ich doch, dass Rosèn sich hätte überzeugen sollen, dass wirklich die genannte Art vorlag". Die Möglichkeit, dass die Variabilität des

Darmkanals von *Eulima polita* soweit geht, dass das eine Exemplar eine gut entwickelte, das andere sogar gar keine Radula hat, kann man im Zusammenhang mit der Variabilität von Rüssel und Pharynx von *A*, *B* und *C* nicht vollkommen ausschliessen; viel wahrscheinlicher scheint mir jedoch, dass das Exemplar von ROSÈN eine andere Form gewesen ist. Ob diese nun eine andere *Eulima*-Art oder gar keine *Eulima* war, bleibt natürlich die Frage. In der Untersuchung von NIERSTRASZ über Amphineuren liest man z. B. (27, p. 270): „Hierzu muss noch bemerkt werden, dass bei unzweifelbar nahe verwandten Arten die Radula vorkommen oder fehlen kann" und in der Veröffentlichung von BOUVIER über das Nervensystem der Prosobranchia liest man (7, p. 466): „et l'exemple de *Terebra* nous montre que dans un même genre on peut trouver tous les passages entre une radule très réduite et une radule complètement atrophiée". Vergebens versuchte ich aus der Zoologischen Station in Neapel eine *Eulima polita* zu bekommen. Solange aber keine conchyliologisch richtig determinirte Form von *Eulima* mit Radula beschrieben worden ist, muss man sagen, dass eine Radula bei der Gattung *Eulima* fehlt.

Es ist hier eine geeignete Stelle zu bemerken, dass meiner Ansicht nach dann doch kein Grund besteht, die Gruppe der *Platypoda aglossa*, in welcher PELSENEER (28, p. 158) die *Pyramidellidae* und *Eulimidae* vereinigt, bestehen zu lassen. Diese Gruppe ist nur auf Grund der Lebensweise und des Fehlens der Radula gebildet, weil die Anatomie der beiden Familien gänzlich unbekannt war. Abgesehen davon, dass es in sich selbst verkehrt ist eine Verwandtschaft nach einem einzigen Merkmal zu bestimmen, könnte das Fehlen einer Radula und das Führen einer ähnlichen Lebensweise sehr gut auf Konvergenz beruhen. Es war auch lange Zeit die Frage, ob die *Pyramidellidae* sarcophag seien (JEFFREYS), oder als Parasiten lebten. PELSENEER beschreibt in 1912 (29) zwei Formen, die wirklich auf Mollusken parasitieren und in 1914 (30) *Odostomia pallida* und *Odostomia rissoïdes*. Die Lebensweise der letztgenannten Art, die auf *Mytilus edulis* lebt, hat er eingehender Untersuchung unterworfen. Er sagt (30, p. 5): „si l'on veut généra-

liser dès maintenant on pourra considérer comme très vraisemblable que les autres espèces du genre *Odostomia*, et même probablement d'une grande partie de la famille, ont un mode de vie analogue, et que de nombreux *Pyramidellidae* sont parasites de Lamellibranches". Es würde interessant sein eine anatomische Untersuchung von freilebenden und parasitierenden *Pyramidellidae* zu machen, um den Einfluss, der parasitischen Lebensweise und ihre Stellung im System in der Nähe der *Eulimidae* zu bestimmen.

Alle parasitischen *Eulimidae* entbehren Kiefer, Speicheldrüsen und Radula. Diese Übereinstimmung mit *Eulima polita* braucht, obwohl sie merkwürdig ist, in sich selbst noch kein Grund für Verwandtschaft zu sein, weil dieser Verlust sehr gut auf Konvergenz beruhen kann. Viele andere Gastropoden entbehren Kiefer (28, p. 89), und es giebt mehrere Formen unter den Gastropoden, welchen eine Radula fehlt, u. a. *Coralliophilidae* und einige Opisthobranchia (28, p. 91). Wie und wodurch die Radula verloren gegangen ist, ist nicht zu sagen. Es ist in jedem Falle sehr die Frage, ob man sich denken muss, dass die parasitischen *Eulimidae* ihre Radula in Folge der Lebensweise verloren haben. Erstens hat die freilebende *Eulima polita* auch keine Radula; und weiter treten durch die Untersuchung von NIERSTRASZ von Amphineuren anologe Erscheinungen zu Tage, die die Annahme der Unwahrscheinlichkeit des Verlustes der Radula durch die parasitische Lebensweise unterstützen. Man liest hierüber (27, p. 243): „Absolut unbekannt ist, in welchem Verhältnisse Formen mit und ohne Radula zu einander stehen, findet man doch beide auf denselben „Wirt" schmarotzend z. B. *Proneomenia* und *Rhopalomenia*", und auf p. 270 „PRUVOT behauptet, dass die wahren Parasiten unter den Solenogastres-Arten ihre Radula ganz verloren haben, während nur die freilebenden Formen dieses Organ erhalten und in einer bestimmten Richtung entwickelt haben (PRUVOT 4, p. 10). Richtig ist diese Behauptung allerdings nicht. *Chaetoderma*, *Kruppomenia* und *Neomenia* z. B. sind freilebende Bodentiere; jedoch besitzen nur die beiden zuerstgenannten Formen eine Radula. Und hat nicht *Proneomenia thulensis* eine Radula, während doch

Thiele diese Art für festzitzend hält (Thiele 4, p. 111)? Simroth gibt eine Tabelle der parasitischen Formen, von denen verschiedene eine gut entwickelte Radula zeigen (Simroth, p. 215). Offenbar ist der Verlust der Radula unabhängig von der Lebensweise; von welchen Faktoren sie beeinflusst wurde, ist absolut unbekannt". Weiter muss man bedenken, dass es nicht parisitierende Familien unter den höheren Prosobranchia giebt, die eine stark reduzierte Radula haben, nämlich die *Solariidae* und *Scalaridae* (7, p. 466).

Zum Schluss kann man sich klar vorstellen, dass mit der Entwickelung des so typischen Pharynx mit radiären Muskeln eine Radula überflüssig geworden ist und dass *Eulima polita* mit diesem Pharynx und mit Hülfe von Schleim aus den drüsenartigen Teilen des Rüssels sich Nahrung verschaffen kann. Es sind Tricladen bekannt, die mit ihrem Saugpharynx durch starke Saugbewegungen grosse Stücke von Fischen abreiben und aufsaugen (44, p. 726 und 18, p. 156).

Ein sehr sprechendes Argument für die Verwandtschaft von *Eulima polita* mit parasitierenden *Eulimidae* ist dagegen die Übereinstimmuug im Bau vom Pharynx in einigen Formen z. B. *Megadenus holothuricola* (34, p. 39 und Fig. 9), *Rosenia* (34, p. 40 Textfigur *C*), wahrscheinlich *Pelseneeria* (22), *Megadenus voeltzkowi* (37), *Eulima distorta* (34, p. 65). Vor allem bei *Megadenus holothuricola* sind die Radiärmuskeln und die typische Übereinstimmung deutlich. Ausserdem kommt auch ein derartiger Pharynx bei *Stilifer sibogae* vor (siehe Beschreibung hieroben und Fig. 13). Bei den übrigen Formen ist der Pharynx mit der Reduktion des Darmkanals ganz verschwunden.

OESOPHAGUS, MAGEN, LEBER.

Eigenartig ist, dass der Oesophagus, der im Allgemeinen bei den Prosobranchia einen komplizierten Bau mit vielen Drüsenbildungen aufweist, in diesem Falle nichts derartiges zeigt. Er ist bei *A* sehr lang und das bisweilen gefaltete Epithel besteht

aus dicht nebeneinander liegenden Zellen mit basalen, dunkel gefärbten Kernen, und wird von einem Muskelmantel von Ring- und Längsmuskeln umgeben (Fig. 24, 25, 26, 27, *oes.*). Der Oesophagus liegt mit einigen seiner Windungen hinten in der Leibeshöhle, verläuft dann nach vorn, passiert den Nervenring (Fig. 31, *oes.*) und geht zurück zum Magen.

Der Magen ist sehr eigentümlich gebaut und wenig entwickelt. Der Oesophagus geht in einen erweiterten Teil über, welcher direkt mit Leberepithel bekleidet ist und der durch viele Aussackungen mit der Leber in Verbindung steht (Fig. 26, *m.*, *l.*, *ep.*). Die Öffnung des dünnen Darms liegt direkt bei der Öffnung des Oesophagus (Fig. 26, *oes.*, *dd.*). Die Leber, besser Mitteldarmdrüse genannt, zeigt ein System von blinden Schläuchen, die mit einer Anzahl Aussackungen in den Magen münden und einen grossen Teil der Windungen ausfüllen (Fig. 27, *l.*). Ein grosser Teil der Leberzellen ist von reifen Secretzellen gebildet, angefüllt mit den für Gastropoden so charakteristischen, groben, unregelmässigen Ballen. Diese sind Vorstadien der Sekretbildung (Fig. 35, *l.*, *c.*). Ebenso umfasst die Leber eine Menge plasmareicher, kolbenförmiger Zellen, die man nach Analogie mit der Leber anderer Gastropoden (18, p. 307, Fig. 130) für Zellen halten kann, die die Nahrung aufnehmen (Fig. 35, *l.* c_2). Ob dieses auf phagocytärem Wege geschieht, wie bei vielen anderen Schnecken (18, p. 317), ist ohne Weiteres nicht zu bestimmen.

Im Lumen der Leberschläuche liegt hier und da eine stark blau gefärbte, kornige Masse. Es ist möglich, dass diese Masse Nahrung ist, die in die Leber aufgenommen wird. Sie ist aber viel stärker gefärbt als der Inhalt des Darmkanals, der übrigens nicht zu bestimmen ist. Möglich ist auch, dass diese Masse ein Umwandlungsproduct von dem Sekret ist; an einigen Stellen liegen auch Sekretballen im Lumen. Dieses kann aber auch eine Folge vom Zerreissen der Secretzellen und darum also ein Kunstprodukt sein. Einzelne leere, dreieckige Zellen an der Peripherie der Drüsenschläuche erinnern an die Kalkzellen, die in der Gastropoden-Leber beschrieben sind (18, p. 307, Fig. 130).

B ist histologisch sehr schlecht erhalten, übrigens stimmt der Bau vom Oesophagus, Magen und Leber mit dem von *A* überein.

In *C* liegt vor dem Nervenring nur eine einzige, kurze Schleife des Oesophagus (Fig. 30, *oes.*). Hinter dem Nervenring formt er in der Leibeshöhle noch einige kleine Windungen, dann geht er in der Magen über, der mit dem von *A* übereinstimmt. Deutlicher ist hier aber, dass das Epithel, welches zwischen der oesophagealen Öffnung und der des Enddarms liegt, anders als das übrige aussieht, welches mit dem Leberepithel übereinstimmt und auch direkt in dieses übergeht. Das erste Epithel ist nämlich mit Cilien besetzt und besteht aus gewöhnlichen, niedrigen Darmzellen. Übrigens ist die histologische Structur des Oesophagus und der Leber auch in *C* sehr undeutlich.

Wir wollen nun einen Vergleich mit den parasitischen *Eulimidae* ziehen.

Der Oesophagus ist auch bei ihnen sehr einfach gebaut und entbehrt Drüsenbildungen. Rosèn spricht dieses dem Parasitismus zu (34, p. 40). Nur Nierstrasz beschreibt das Oesophagusepithel bei *Megadenas voeltzkowi* (37, p. 389) als secretorisch.

Auch fällt die Übereinstimmung mit dem Magen einiger parasitischen *Eulimidae* auf. Die Beschreibung von Rosèn von *Megadenus holothuricola*, *Eulima distorta* und *Rosenia* (34, p. 41) stimmt genau mit der von *Eulima polita* überein. Rosèn will auch hier den eigenartigen Bau der Reduktion in Folge vom Parasitismus zuschreiben. Er sagt (34, p. 41): „Eine Reduktion des Magens steht auch in vollem Zusammenhange mit der parasitischen Lebensweise, denn der Magen ist wohl bei den Gastropoden hauptsächlich als ein Reservoir für die Speise aufzufassen; für ein Tier in *Megadenus*' Lage ist aber eine Einrichtung zum Aufspeichern der Speise natürlicherweise ganz überflüssig, da es ständig die Gelegenheit hat die Körpersäfte des Wirttieres aufzusaugen". Dass dieses für *Eulima polita* nicht gelten kann, ist selbstverständlich, zur selben Zeit fühlt man die Notwendigkeit die Lebensweise dieser Form noch eingehender kennen zu lernen. Ein

Analogon eines derartigen Magens ist, so weit ich weiss, bei anderen freilebenden Prosobranchia nicht bekannt.

Bei *Megadenus voeltzkowi* sollte vielleicht noch ein besser entwickelter Magen vorkommen; die Konservierung der Epithelien ist aber nicht sehr gut (37, p. 390). Auch bei *Pelseneeria* und *Eulima equestris* ist es noch nicht ganz deutlich, wie der Magen aussieht.

Bei den übrigen Formen fehlt der Magen oder ist nicht beschrieben worden. Nur bei *Gasterosiphon* kommt ein Magen mit einer Menge Leberdivertikeln noch vor.

Die Öffnung der Leber in den Magen ist also zugleich mit dem Vorigen abgetan. Über die histologische Structur der Leber von parasitischen *Eulimidae* ist so gut wie nichts geschrieben. Wahrscheinlich war meistens die Konservierung schlecht, sowie bei *B* und *C*, die mit der Schale konservirt waren.

Nur Rosèn sagt etwas über die Leber von *Megadenus holothuricola* (34, p. 42), wo er nur eine Art Zellen fand.

DÜNNDARM UND ENDDARM.

Sowie schon gesagt wurde, geht dicht bei der Öffnung des Oesophagus der Magen in den dünnen Darm über (Fig. 86, *d. d.*). Dieser passiert dann direkt die Niere (Fig. 27, *d. d.*). Diese Tatsache ist auch bei den Taenioglossa proboscidifera siphonostomata beschrieben (28, p. 96). Das gefaltete Epithel des dünnen Darms ist niedrig und kubisch mit runden Kernen. Der Enddarm ist lang, läuft dem Columellamuskel entlang (Fig. 25, *e. d.*) und mündet ziemlich vorn in die Mantelhöhle (Fig. 24, *au.*). In *B* und *C* ist der Verlauf derselbe. In *B* sieht man, dass das dünne Darmepithel Cilien hat.

Eine typische Übereinstimmung von *Eulima polita* mit den parasitischen *Eulimidae* ist, dass bei *Eulima distorta*, *Megadenus holothuricola* und *Megadenus voeltzkowi* der dünne Darm die Niere durchläuft.

Bei den übrigen Formen ist er entweder nicht beschrieben oder reduziert.

TENTAKELN UND AUGEN.

Alle drei Exemplare haben ein Paar zylindrischer Tentakeln (Fig. 19, 21, 22, 30, *t*.), an deren Basis äusserlich gut sichtbare Augen liegen (Fig. 19, 21, 22, *a*.). Mikroskopisch sieht man, dass die Augen gerade unter der Epidermis und der Muskelschicht unter der Haut liegen. Beim linken Auge von *C* ist die Muskelschicht dünner und es liegt auch direkt an die Epidermis gelehnt. Bei *A* liegen die Augen dagegen etwas tiefer, so dass eine kleine Schicht Bindegewebe noch über dem Auge liegt. Das rechte Auge von *A* liegt etwas tiefer als das linke. Nur bei einzelnen Exemplaren sind Bau und Structur der Augen deutlich. Nach der Vergleichung der drei Exemplare kann man folgende Bauart als Durchschnittzustand betrachten:

Der Bulbus ist rund. Das Epithel ist in Retina und innere Cornea differenzirt. Von der letzteren ist die Structur nicht gut zu sehen; sie scheint ein kubisches Epithel mit kleinen runden Kernen zu sein. Jedenfalls fehlt das Pigment ihr völlig. An der Basis des Bulbus sind die Retinazellen am höchsten. Die Pigmentschicht ist gut entwickelt. Oft sieht man diese als eine ununterbrochene Schicht, z. B. in *A*. Doch ist an einzelnen Exemplaren deutlich zu sehen, dass die Retina aus 2 Arten von Zellen besteht, nämlich Pigmentzellen und farblosen Zellen. Die Pigmentzellen sind lang und zylindrisch, in der Mitte liegt der runde Kern; nach der Seite des Lumens des Bulbus zu sind sie ganz voll von kleinen Pigmentkörnchen. Zwischen diesen Pigmentzellen liegen farblose Zellen. In das Lumen des Bulbus ragen Stäbchen hervor, die nicht dicht nebeneinander liegen. Wahrscheinlich werden sie also nur von einer der Arten von Retinazellen getragen; von welcher ist nicht deutlich.

Der Augennerv breitet sich wie ein Mantel um den Bulbus aus. In dem Bulbus an der inneren Cornea liegt die Linse als ein runder, homogener Körper. Nur im Hintergrunde des linken Auges von *C* liegt noch ein halbmondartiger Körper. Der Bau dieses Auges kommt also genau mit dem eines normalen Prosobranchier-Auges überein.

Vergleichen wir den Bau des Auges von *Eulima polita* mit dem der parasitischen *Eulimidae*.

Von *Eulima polita* ist von Rosèn ausser dem Bau des Rüssels und Pharynx, dem Besitz einer Radula und dem Fehlen eines Scheinmantels nichts beschrieben worden. Diese Form kann also hier und im Folgenden ganz ausser Betracht bleiben. Wo aber etwas vom Bau des Auges der parasitischen *Eulimidae* beschrieben ist, stimmt dieses zum grössten Teil mit unserer Beschreibung überein. Ein Unterschied ist aber, dass bei diesen Formen die Pigmentschicht sich über die innere Cornea fortsetzt. Rosèn beschreibt ein Auge (34, p. 32), wo dieses nicht der Fall ist, bezweifelt aber, ob dieses nicht durch die Konservierung und das Schneiden veranlasst wurde. Die innere Cornea der Larve von *Megadenus* ist auch ohne Pigment (34, p. 57). Ausserdem bildet das Pigment bei den obengenannten Formen eine ununterbrochene Schicht. Die Augen der parasitischen *Eulimidae* weisen auf Reduktion hin. Sie liegen oft im Bindegewebe, mehr oder weniger von der Oberfläche entfernt. Bei einigen Formen u. a. *Stilifer sibogae* ist das Auge reduzirt, klein, ohne Linse oder Augennerv. Bisweilen fehlen die Augen ganz (*Gasterosiphon*, *Pelseneeria*). Bei Gastropoden ist die Reduktion der Augen mehrere Male konstatirt worden (45 und 31 p. 74). Man sieht dann, dass das Auge in die Tiefe gesunken ist; die Retinophorae verschwinden, so dass das Pigment ununterbrochen ist; eine geringe Anzahl Zellen von grossem Umfang sind anwesend; endlich verschwinden Pigment, Glaskörper und Augennerv. Dieses stimmt also mit dem, was man bei parasitischen *Eulimidae* konstatirt, überein. Nur das sich Fortsetzen des Pigmentes über die innere Cornea ist an keiner anderen Stelle beschrieben worden (sehe auch 34, p. 33).

Dass die Augen von *Eulima polita* bisweilen ein wenig in die Tiefe gerückt sind und dass das Pigment ununterbrochen ist, könnte ein Anzeichen von einem Anfang von Reduktion sein. Um hierüber klar zu werden, müsste man aber viele Prosobranchier-Augen untersuchen, um zu wissen, in welchem Grade dies eine normale Variabilität ist.

DER FUSS.

Die Haut ist im Allgemeinen mit einem kubischen Epithel mit runden Kernen ohne Cuticula bedeckt, welches sich in das Rüsselepithel fortsetzt. Dieses ist schon früher beschrieben. Ventral ist der Rüssel vom Fuss geschieden durch eine Rinne (Fig. 24). Der Fuss ist gut entwickelt und reich an Muskeln, so wie bei einer normalen freilebenden Form. Er endet distal in eine Spitze. Das Bindegewebe des Fusses wird in allen Richtungen von Muskelfibrillen durchzogen, die sich teilweise in den Muskelmantel unter der Haut, teilweise in den dicken Muskel der Columella fortsetzen. Das Epithel des Fusses stimmt mit der Beschreibung überein, welche CARRIÈRE in seinem Artikel über die Fussdrüsen der Prosobranchia darüber gegeben hat (10): Dorsal ist es ein einfaches Epithel mit dunkel gefärbten, ovalen Kernen; ventral ein deutliches Cilienepithel (Fig. 34). Die Abwechselung der Becherzellen und Cilienzellen ist aber viel weniger regelmässig. Möglich ist auch, dass die Becherzellen, deren Kerne auf gleicher Höhe liegen wie die der Cilienzellen und nicht basal hervorragen, wie beim Fussepithel von *Fasciolaria* (10, Fig. 30), nicht genügend in's Auge treten zwischen den Cilienzellen, welche sehr dicht neben einander liegen. Ebenso wie bei *Fasciolaria*, liegt zwischen den Cilien und den Zellen ein ziemlich breiter gestreifter Saum, über dem ein schmaler, stark gefärbter Streifen (Fig. 34) liegt. CARRIÈRE hält diesen Streifen für Schleim, wenn er nicht auch zum Saum gehört (10, p. 400). Dies scheint mir sehr wahrscheinlich, weil erstens Schleimmassen von derselben Farbe über die ganze Oberfläche des Fusses zwischen und ausserhalb der Cilien vorkommen und weil weiter der schwarze Streifen an einigen Stellen fehlt. Dort fällt das breite, helle Band besser in's Auge und man sieht an der Basis desselben stark gefärbte Körnchen (Fig. 34); diese sind also die Basalkörnchen der Cilien. Metapodium und Operculum sind vorhanden (Fig. 23, *metap.* und Fig. 18, 19, *op.*). Das letzte ist pauci-spiral, und hat einen excentrischen Nucleus mit einer grossen Windung.

Jetzt bleiben noch die beiden Fussdrüsen zu besprechen, die bei so vielen Prosobranchiern vorkommen und von CARRIÈRE (10) und HOUSSAY (14) beschrieben worden sind und die unter dem Namen Randdrüse (SIMROTH) und Fusssohlendrüse bekannt sind. Wenn auch die Structur der Fusssohlendrüse nicht ganz deutlich ist, Habitus, Lage und Ausmündungsstelle charakterisieren sie hier vollständig (Fig. 24, *fs. dr.*). Medio-ventral mündet sie mit zwei Öffnüngen (Fig. 24, *o.*, *fs.*, *dr.*). Dieses ist nicht so erstaunlich, weil die Drüse wahrscheinlich aus diffusen Drüsenzellen entstanden ist, die am Rande des Fusses lagen und nun durch Umstülpung zu einer besonderen Drüse geworden sind (40, p. 259).

Die Fusssohlendrüse erstreckt sich bis zur Mitte des Fusses Hier fällt auf, dass die Drüsen und die langgestreckten Epithelzellen von Hämalaun rot gefärbt sind, während der Rest des Ausführgangs blau ist. Dicht bei der Mündung liegt noch eine zweite Zahl Drüsenzellen, die von Hämalaun blau gefärbt sind. Das Sekret sieht hier dünn und körnig aus, es breitet sich über die ganze ventrale Oberfläche des Fusses aus (Fig. 24, *s.*). Über das Wesen und die Funktion dieses Sekrets kann man leider wieder nichts Näheres sagen ohne Experimente an lebenden Exemplaren oder spezielle Färbung.

Die Randdrüse ist auch durch den Habitus und Ausmündungsstelle als solche zu erkennen. Der Ausgang ist gerade und nicht wie bei der Fussdrüse gefaltet und verzweigt (Fig. 24, *o. r. dr.*). Er mündet auch mitten in der Querrinne zwischen Ober- und Unterlippe (Fig. 24, *ob. l.*). Das ventrale Epithel des Zentralkanals besteht aus zylindrischen Cilienzellen mit runden Kernen (Fig. 38, *v. ep.*) in der Mitte. Zwischen diesen Kernen des dorsalen Epithels liegen die Hälse der Drüsenzellen. Die Drüsenzellen sind lang und kolbenförmig. Basal liegen verhältnissmässig kleine Kernen (Fig. 38, *dr. c.*). Dicht beim Munde liegen Drüsenzellen, die etwas anders aussehen, weniger regelmässig sind und einen stark gefärbten Inhalt haben. CARRIÈRE beschreibt auch bei einigen Exemplare eine zweite Art von Drüsenzellen. Das Sekret sieht zäher

und dicker aus als das der Fusssohlendrüse; es ist auch intensiver schwarz gefärbt. Auch hier kann man über das Wesen wenig sagen.

In zwei Hinsichten ist die Randdrüse auffallend: 1° liegt das Drüsenepithel nur an der dorsalen Seite des Zentralkanals (Fig. 37); 2° ist die Drüse aussergewöhnlich stark entwickelt, sie dringt ausserhalb des Fusses weit in den Körper hinein (Fig. 24, 25, *r. dr.*), läuft den Columellamuskel und Rüssel entlang und einen Rest findet man noch in der Nähe des Übergangs des Oesophagus in den Magen. Weder von Carrière, noch von Houssay werden diese Eigentümlichkeiten genannt. Solange nicht mehr Prosobranchier beschrieben worden sind, so lange muss man annehmen, dass sie bei keiner anderen Form vorkommen; nur bei *Thyca stellasteris*, einem Parasit der *Capulidae*, wird beschrieben, dass die Drüsenzellen nur an einer Seite des Zentralkanals liegen. Dasselbe ist bei *Thyca crystallina* der Fall (sehe p. 86). Man kann sich aber nicht gut denken, dass dieses im Zusammenhang mit der Lebensweise stehen soll. *B* und *C* stimmen, was Fuss und Fussdrüsen anbetrifft, mit *A* überein; nur die Fusssohlendrüse von *C* ist viel einfacher gebaut; sie mündet direkt nach aussen und ist nicht verzweigt. Die histologische Structur von beiden Fussdrüsen ist sehr undeutlich, ausgenommen der Randdrüse von *C*, deren Drüsenzellen gerade gut hervortreten.

Begreiflicherweise ist von vielen parasitischen *Eulimidae* der Fuss mehr oder weniger reduzirt. So weit er aber gut entwickelt und beschrieben ist, stimmt er aber mit dem von *Eulima polita* überein.

Ungeachtet der oft sehr starken Reduktion des Fusses scheinen doch bei beinahe allen parasitischen *Eulimidae* die beiden Fussdrüsen noch anwesend zu sein. Sehr interessant ist es, dass gerade die beiden Eigentümlichkeiten der Randdrüse, die sonst nirgends beschrieben sind, bei den parasitischen *Eulimidae* vorkommen. Zum ersten Male wurde die Aufmerksamkeit auf sie gelenkt von Rosén, der seiner Form den sehr passenden Namen *Megadenus* gab. Er schrieb darüber (34, p. 29): „Ganz und gar unerklärlich scheint mir bei jetzt bekannten Tatsachen die enorme Entwicklung

der Drüse zu sein. Diese dürfte, so weit man weiss, unter den Prosobranchiern volkommen beispiellos sein". Rasch zeigte sich, dass die meisten der parasitischen *Eulimidae* diese eigenartige Randdrüse besassen. Bei der Beschreibung von *Stilifer sibogae* ist schon über diese Fussdrüsen gesprochen, im Zusammenhang mit ihrer eigentümlichen Ausmündung bei dieser Form und auch bei *Stilifer* species.

Nierstrasz weist darauf hin (37, p. 400), dass man aus den Figuren von Kükenthal herauslesen kann, dass dieselbe Art Randdrüse auch dort vorkommt, obwohl sie nicht beschrieben wurde. Es ist sehr gut möglich, dass sie bei *Stilifer linckiae* und *Stilifer celebensis* auch vorkommen, doch bei dieser kurzen Beschreibung übersehen worden sind.

Bei der Beschreibung von *Stilifer sibogae* wurde auch schon darauf hingewiesen, dass durch das Finden der enormen Drüse bei *Eulima polita* die Meinung Nierstrasz' nichtig wird, nämlich, dass gleichzeitig mit der Reduktion des Fusses die Drüse sich bei der parasitischen Lebensweise stark vergrössert hat. Man fragt sich aber: welche ist die Funktion und was ist die Bedeutung der ausserordentlich grossen Drüse? Dieses bleibt vollkommen unklar. Um dieses wirklich klar zu stellen, müsste man über lebende Exemplare verfügen und ihre Lebensweise und die Art des Sekretes untersuchen. Hierzu kann noch bemerkt werden, dass sich die Randdrüse in der Gruppe der Prosobranchier entwickelt hat und bei höheren Prosobranchiern am grössten ist. Physiologisch ist über die Funktion der Fussdrüsen von Gastropoden noch sehr wenig bekannt.

Das Einzige, was man weiss, ist, dass sie Schleim absondern um die Oberfläche klebrig zu machen oder sich an fremden Gegenständen aufzuhängen (25, p. 51). Houssay (14) beschreibt Fäden, von den Fussdrüsen gebildet, durch welche *Eulima* sich aufhängt.

DAS NERVENSYSTEM.

Die starke Neigung zur Konzentration des Nervensystems, die besonders bei den höheren Prosobranchiern zu Tage tritt, findet

man auch hier. Die beiden Cerebralganglien sind verschmolzen; auch die Connectiven zwischen Cerebral- und Pleuralganglien sind kaum vorhanden, nur die Cerebro- und Pleuropedalconnectiven sind etwas länger. Die Ganglien und Connectiven bilden also einen engen Ring ringsum den Oesophagus. Von den Cerebralganglien aus laufen Zweige in verschiedenen Richtungen, unter anderen nach dem Rüssel, den Augen und Tentakeln hin. Dicht bei dem Pharynx, also sehr weit vom Nervenring und den Cerebralganglien entfernt, liegen zwei Buccalganglien (Fig. 27, *bucc. g.*). Dieses ist ein Kennzeichen der Taenioglossen (7, p. 465). Die Buccalconnectiven sind nicht zu verfolgen.

Von den Pedalganglien aus gehen Nervenstränge in den Fuss, u. a. nach der Rand- und Fusssohlendrüse. Die Nerven dieser beiden gehen eigentlich von zwei accessorischen Ganglien aus, die unmittelbar hinter dem linken Pedalganglion liegen, während die Nervenstränge des Fusses von accessorischen Ganglien ausgehen dicht beim rechten Pedalganglion.

Unmittelbar bei den Pedalganglien liegen die Otocysten. Sie sind runde Bläschen; in jedem derselben liegt ein stark gefärbtes Otolith (Fig. 31, *ot.*). Das Gesetz von Lacaze Duthiers (24, p. 134) gilt hier also nicht.

Über den Verlauf des visceralen Stranges habe ich leider bei keinem der drei Exemplare Sicherheit bekommen können. Das rechte Pleuralganglion setzt sich beinahe unmittelbar in das Supraintestinalganglion fort (Fig. 31, *sup. i. g.*). Dass dieses wirklich das Supraintestinalganglion ist, wird auch durch die Tatsache bewiesen, dass es durch Nervenstränge mit dem osphradialen Ganglion verbunden ist. Es macht den Eindruck eines doppelten Ganglions (Fig. 31, *sup. i. g.*). Etwas Ähnliches ist von Bouvier beschrieben und abgebildet bei *Potamides* und *Cerethidea* (7, Fig. 28, 29). Vom linken Pleuralganglion (Fig. 31, *l. pl. g.*) geht ein dünner Strang, der gerade beim Supraintestinalganglion den rechten visceralen Strang kreuzt. Ob er aber in ihn übergeht, oder an seiner Seite entlang verläuft und weiter sich fortsetzt, ist nirgends festzustellen. Verschiedene Möglichkeiten können hieraus folgen:

1° es ist der linke viscerale Strang, der den rechten kreuzt und sich weiter in den Körper fortsetzt. Wo sich das subintestinale Ganglion befindet, ist nicht zu bestimmen. Man kann sich denken, dass dieses mit dem Cerebropleuralganglion ganz verschmolzen ist, auch dass es klein und undeutlich ist und beim Supraintestinalganglion liegt; 2° der Strang ist eine Verbindung des linken Pleuralganglions mit dem Supraintestinalganglion, also eine linke Zygose. Linke Zygose kommt aber selten vor. Ausserdem bleibt es dann ein Rätsel, wo der linke Visceralstrang ist. Das erste scheint mir denn auch das Wahrscheinlichste; es ist dann aber unmöglich, dass Nervenfibrillen vom linken Strang in das Supraintestinalganglion übergehen, während man hiervon stark den Eindruck bekommt. Chiastoneurie ist also vorhanden. Rechte Zygoneurie kommt nicht vor, es sei denn, dass das Subintestinalganglion mit dem linken Pleuralganglion verschmolzen, oder dass es weiter entfernt liegt. Die visceralen Stränge sind im Körper schwer zu verfolgen, wohl kommt aber in der Nähe von Magen und Leber ein Visceralganglion vor (Fig. 27, *visc. g.*).

Vergleichen wir nun das Nervensystem mit dem der parasitischen *Eulimidae*. Auch hier tritt bei allen die Konzentration stark in den Vordergrund. Wo in der Literatur etwas mehr vom Nervensystem beschrieben worden ist, findet man Übereinstimmung mit *Eulima polita*. Eine Andeutung um Klarheit zu bekommen über den linken visceralen Strang von *Eulima polita* fand ich bei den parasitischen *Eulimidae* nicht. Wohl sind von Rosèn bei *Megadenus holothuricola* beide Visceralstränge beschrieben (34, p. 31); ohne Zeichnung oder Wachsmodelle hilft die Beschreibung aber nicht viel.

Bei *Gasterosiphon* ist auch ein vollständiger Visceralstrang beschrieben. Die Frage ist aber, ob diese Beschreibung bezüglich der geringeren Konzentration und eigenartigen Lage der Visceralstränge richtig ist (34, p. 31). Koehler & Vaney beschreiben bei *Gasterosiphon* zwei Buccalganglien, die im Gegensatz zu den Taenioglossa dicht bei dem Cerebralganglion liegen sollen.

Einige Formen entbehren das Visceralganglion und die Visceral-

stränge (*Mucronalia variabilis*, *Stilifer sibogae*, *Stilifer* spec.). Dieses ist im Zusammenhang mit dem Fehlen der Leber und der Reduktion vom Darmkanal sehr begreiflich. Übrigens hat die Konzentration des Nervensystems und die Verkürzung des Visceralstranges, d. h. der Pleuroparietalconnectiven meiner Meinung nach nichts mit dem Parisitismus zu tun. Dieses sei im Bezug auf Folgendes gesagt. NIERSTRASZ schreibt nämlich (26, p. 572): „Nach den Angaben der SARASINS soll das Nervensystem von *Stilifer linckiae* normal sein; ROSÈN weist aber mit Recht darauf hin, dass es konzentriert und die Visceralschlinge verkürzt ist (16, p. 30)" und weiter: „Das Nervensystem soll bei *Mucronalia eburnea* nichts Besonders zeigen; diese Form wäre also in dieser Hinsicht primitiver als die *Eulimen* (11, p. 4)". Normal kann aber sehr gut konzentriert bezeichnen; ebenso gilt dieses für *Mucronalia*, „der nichts besonders zeigen soll", denn für die höheren Prosobranchia ist das konzentrierte Nervensystem nichts Bemerkenswertes. Hierfür spricht auch, dass KÜKENTHAL das Tier nur im Zusammenhang mit Abweichungen in Folge des Parasitismus beschrieb. Man kann meiner Ansicht nach hieraus auch nicht schliessen, dass *Mucronalia eburnea* in dieser Hinsicht primitiver ist als die *Eulimidae*.

Die Lage und der Bau der Otocysten von *Eulima polita* stimmen genau mit denen der parasitischen *Eulimidae* überein (Fig. 31, *ot.*). ROSÈN (34, p. 32) und NIERSTRASZ (26, p. 570) weisen schon auf die Merkwürdigkeit hin, dass selbst bei in der Tiefe parasitierenden Tieren wie *Stilifer linckiae* und *Gasterosiphon* die Otocyst bestehen geblieben ist.

ROSÈN sagt (34, p. 132): „Die Otocyste der Gastropoden wird allgemein als ein statisches Organ betrachtet. Man hat diese Auffassung als u. a. dadurch unterstüzt betrachten wollen, dass Formen welche ihre aktive Beweglichkeit aufgegeben haben, wie z. B. *Janthina*, keine Otocysten besitzen.

Von diesem Gesichtspunkte aus sollte man deshalb erwarten, dass diese Bildung auch bei den parasitischen Formen verschwunden wäre. Dies ist aber keineswegs der Fall".

NIERE UND HERZ.

Die Niere liegt auf der normalen Stelle hinter der Mantelhöhle, rechts vom Pericard (Fig. 27, *n.*). Beim Darmkanal wurde schon auf die Eigentümlichkeit hingewiesen, dass das Rectum durch die Niere läuft. Dieses kommt nur bei einzelnen höheren Prosobranchia vor, ist nämlich von PERRIER bei den *Proboscidifera siphonostomata* beschrieben worden (32, p. 210).

Die Offnung des Nierensackes in die Mantelhöhle ist ein einfache Spalte in der Wand, welche die Niere von der Mantelhöhle trennt. Sie wird bei den meisten Monotocardia als knopflochförmig beschrieben. Hier ist sie aber runder. Die Ränder der Offnung sind muskelartig verdickt (Fig. 29, *no.*).

Ob ein renopericardialer Gang vorhanden ist, ist nicht sicher. Zwischen der Niere und der Mantelhöhle fängt das Pericardium mit einem langen, engen Ausläufer an, der sich allmählich zum Pericardium erweitert (Fig. 26, *r.p.g.*). Das Lumen des engen Kanals ist mit demselben Epithel wie das Pericardium bekleidet. Es scheint, alsob der Kanal in die Niere mündet. Es ist aber schwer zu controllieren, ob dieses so ist, weil was ich für die Öffnung halte, vollkommen horizontal getroffen ist. Es ist aber, soviel ich weiss, keine einzige Form unter den Taenioglossa bekannt ohne renopericardialen Gang. Dieses ist natürlich kein Grund, warum er hier nicht fehlen sollte; aber ein solcher langer Ausläufer des Pericardiums spricht für das Vorhandensein.

Auf der Wand der Niere, die an die Peripherie des Körpers grenzt, erheben sich Lamellen, die mit einander anastomosieren und eine schwammartige Masse bilden (Fig. 27). Sie sind mit Sekretzellen bekleidet, runden Zellen mit basal liegenden Kernen (Fig. 36). Vom Protoplasma ist nichts zu sehen. Diese Zellen scheinen ganz von einer Vacuole gefüllt oder leer, und stimmen vollkommen mit den Nierenzellen von *Paludina*, *Cyclostoma*, *Cassidaria* überein, die von PERRIER abgebildet worden sind (32, Fig. 41, 47, 48, 78, 79). Nirgends findet man in der Niere von *Eulima polita* Zellen mit Cilien oder Schleimzellen, so wie PERRIER

für *Littorina* und *Cassidaria* beschreibt und abbildet (32, Fig. 74, 80). Ausserhalb der Sekretzellen sieht man oft ausgestossene Vacuolen wie sphaerische Körperchen in der Harnkammer liegen.

Die übrigen Wände der Niere haben fast keine Lamellen. Einzelne Lamellen laufen bis an diese Wände. Die Harnkammer ist also sehr geräumig.

Links von der Niere in einem Dreieck, begrenzt von der Mantelhöhle, dem Integument und der Nierenwand und dann noch einen Teil des Pericardiums entlang liegt eine Masse von lacunärem Bindegewebe. Die Lacunen sind grösstenteils mit Blut gefüllt (Fig. 27, *bl. l.*). Die Lage dieser Lacunen erinnert an die s.g. „Nephridialdrüse", von PERRIER bei verschiedenen Monotocardia beschrieben. In seinen Figuren (32, Fig. 52, 64) stimmt die Lage nämlich überein mit der von mir beschriebene. Die Nephridialdrüse besteht aus 2 Organen, einer „glande hämatique" und einer „glande néphridienne". Diese letzte sind Papillen, welche die Nierenwand in die Drüse einstülpen, doch die nur Kommunication mit der Niere selbst haben.

Auch bei *Eulima polita* dringen Papillen von der Nierenwand in das genannte dreieckige blutreiche Organ (Fig. 26, *n. pap.*). Der wichtigste Teil der „glande hämatique", n.l. die grossen parenchymatischen Zellen mit runden Kernen fehlen ganz. Ebenso ist das Epithel der eingestülpten Nierenwand ordentlich sekretorisches Nierenepithel. Von einer Blut- und Nephridialdrüse, wie PERRIER diese beschreibt, ist also keine Rede. Man fragt sich nun, welcher Art die Bedeutung der Blutmasse im lacunären Bindegewebe ist, um so mehr weil sie an derselben Stelle liegt wie sonst die Nephridialdrüse. Das Blut vereinigt sich dicht vor dem Atrium mit dem der Kiemenvene. Man sieht auch, dass das Blut, welches in der Niere selbst die periphere Wand entlang liegt, in direkter Verbindung mit der Blutlacune steht. Wahrscheinlich kommt also auf diese Weise auch direkt Blut von der Niere in das Herz. PERRIER beschreibt dasselbe für *Littorina* und *Vermetus* (32, p. 189 und 200). Diesem letzeren fehlt auch eine Nephridialdrüse.

Ob ausserdem auch Blut der Niere durch die Kiemen in das Herz gelangt, ist schwer zu sagen. Die Blutbahnen sind nicht deutlich zu verfolgen. Wohl sieht man, dass der Blutsinus, der die Leber und die Geschlechtsorgane umgiebt, in die Niere übergeht; auch kommt unter anderen eine grosse Blutbahn neben dem Rectum in die Niere.

Die Vorkammer und Kammer des Herzens liegen in dem dünnwandigen Pericardium (Fig. 25, *per.*, *v. k.* und *ka.*); beide haben muskelreiche Wände, die bei der Kammer viel dicker sind. Von der Kammer aus geht die Aorta, die sich nach vorn in den Körper fortsetzt und nach hinten einen Zweig abgiebt, der nach der Leber und den Geschlechtsorganen läuft. Von der Kieme strömt die Kiemenvene in die Vorkammer (Fig. 25, *k. v.*); dicht vor dieser Stelle nimmt sie die obenbeschriebenen Blutlakunen aus der Nähe der Niere und das Blut der Niere selbst auf. Eine Pericardialdrüse fehlt.

Von *B* und *C* ist, was die Histologie anbetrifft, wegen der slechten Konservierung nichts zu sagen. Die Lage der Organe stimmt mit der von *A* überein. Die Blutkugeln sind in *C* stark mit Pikrokarmin rot gefärbt und in der Kiemenvene besonders deutlich. In *A* fallen diese Kugeln nicht auf, weil sie von Hämalaun nur schwach gefärbt werden.

Das was über das Herz und die Niere der parasitischen *Eulimidae* bekannt ist, ist sehr wenig. Nur in den letzten Veröffentlichungen ist die Aufmerksamkeit mehr darauf gelenkt. Die Beschreibung der Niere in der Mantelhöhle von *Megadenus holothuricola* (34, p. 33) stimmt teilweise mit der von *Eulima polita* überein. Sofort fällt in's Auge, dass auch bei der oben genannten Form das Rectum durch die Niere läuft. Ein Renopericardialgang fehlt. Rosèn beschreibt zwei Arten von Zellen. Die eine Art stimmt genau überein mit der bei *Eulima polita* beschriebenen. Es ist bemerkenswert, dass Rosèn auch von diesen schreibt, dass sie wenig Protoplasma haben, dass die Vacuolen immer leer sind und dass die Zellen den Eindruck von unbedeutender Aktivität geben. Rosèn fragt sich, ob dieses infolge von Degeneration sein kann, weil die Zellen sicher eine unbedeutende Funktion haben. Diese Vermutung

wird nicht von der Tatsache unterstützt, dass auch bei der freilebenden Form *Eulima polita* diese Zellen vorkommen.

ORGANE IN DER MANTELHÖHLE, CTENIDIUM UND HYPOBRANCHIALDRÜSE.

Links in der Mantelhöhle von *A* liegt die Kieme (Fig. 23, 24, *k.*). Sie ist nach dem Monotocardia-Schema gebaut und setzt sich apicalwärts weit in die Mantelhöhle fort. An der Innenseite des Epithels der gefalteten Kiemenlamellen liegt die Stützlamelle, die an der Stelle des abführenden Kanals lanzetförmig verdickt ist, genau so wie BERNARD in seiner Untersuchung über die Mantelorgane der Prosobranchia angiebt (4, Pl. II, Fig. 44).

Von der Kieme läuft eine deutliche Kiemenvene in die Vorkammer (Fig. 25, *k. v.*). Die Kiemenarterie ist nicht zu verfolgen. Auch die übrigen Blutbahnen im Körper sind nicht deutlich.

In der Mantelhöhle links von der Kieme liegt direkt bei der Öffnung der Mantelhöhle das Osphradium. Es gleicht so sehr einer Kieme, dass man es sehr leicht dafür halten könnte. BOUVIER (7) und BERNARD (4) beschreiben in der Gruppe der Monotocardia die Entwickelung dieses Organs von einer bandförmigen Leiste in der Mantelhöhle bis zu einem doppelt gefiedertem Organe. Auch hier findet man ein an beiden Seiten zugespitztes, doppelt gefiedertes Organ, das neben der Kieme liegt, doch sich lange nicht so weit wie diese in die Mantelhöhle fortsetzt (Fig. 23, *osphr.*). Es ist zum Teil horizontal getroffen, so dass der Verlauf der Nerven sehr gut zu sehen ist. In der Mitte liegt ein breiter Nervenstrang, der ein Ganglion bildet, das Osphradialganglion (Fig. 23, *osphr. g.*), von dem ein Zweig ausgeht, der bis in das Supraintestinalganglion zu verfolgen ist. Die Lamellen des Osphradiums sind an der linken Seite stärker entwickelt als rechts. In jeder Lamelle giebt der Hauptstrang einen Nervenzweig ab. Die Epithelzellen sind undeutlich.

Zwischen der Kieme und dem Rectum ist das Dach der Mantelhöhle zum grössten Teile von verschiedenen Arten von eigen-

tümlichen Epithelzellen eingenommen. Am meisten nach rechts liegen sehr lange Drüsenzellen, die eine Falte in der Mantelhöhle bilden und dadurch die sezernierende Oberfläche vergrössern (Fig. 25, *hy. c.*). Nach links liegt dann eine lange Reihe von Drüsenzellen, die in Falten liegen. Sie haben dunkel gefärbtes Protoplasma und ebensolche Kerne (Fig. 24, *hy. b.*). Noch mehr nach links liegt ein Teil der Mantelhöhle mit hohem Epithel, aus Zellen von netzartiger Struktur bestehend (Fig. 24, *hy. a.*). Es ist nicht klar geworden, welcher Teil nun eigentlich der Hypobranchialdrüse entspricht. Angaben über diese verschiedenen Arten von Zellen in der Mantelhöhle habe ich weder bei SIMROTH, noch irgend wo anders gefunden.

Bei *B* und *C* ist die Konservierung auch, was die Organe der Mantelhöhle im Allgemeinen anbetrifft, schlecht. Lage und Bau der Kieme, des Osphradiums und der Drüsenzellen der Mantelhöhle stimmen mit dem bei *A* beobachteten überein. Nur fehlt in beiden der Teil, den ich in Fig. 24 mit *hy. a.* angegeben habe.

Von dem Ctenidium und der Hypobranchialdrüse der parasitischen *Eulimidae* ist sehr wenig bekannt. Die Kieme ist bei den meisten, nur nicht bei *Gasterosiphon* bewahrt geblieben; sie ist aber bisweilen sehr klein (*Mucronalia variabilis*). Bei *Stilifer* spec. wird nichts über das Vorkommen der Kieme gesagt oder gezeichnet. Bei *Megadenus holothuricola* und *Megadenus voeltzkowi*, wo etwas mehr von der Kieme gesagt wird, stimmt der Bau mit dem Monotocardia-Schema und deshalb auch mit der Kieme von *A* überein. Bei obengenannten zwei Formen ist auch eine Hypobranchialdrüse beschrieben. Die Zeichnungen (34, Taf. I Fig. 3 und 37, Fig. 5) eignen sich aber nicht zum Vergleich mit meinen Exemplaren. Bei den übrigen Formen wird die Hypobranchialdrüse nicht angeführt, woraus man aber, wie NIERSTRASZ mit Recht bemerkt, nicht schliessen darf, dass sie nicht vorkommt. Er weist darauf hin, dass nach KOEHLER & VANEY (23, p. 209) bei *Eulima equestris* eine Hypobranchialdrüse fehlt.

Ein Osphradium wurde bei den parasitischen *Eulimidae* nirgends genannt, weder sein Vorkommen noch sein Fehlen. Soll

man hieraus schliessen, dass es nirgends vorkommt? Das Ergebnis meiner eigenen Untersuchung lässt hierüber noch Zweifel. Das Osphradium ist so gelegen, dass es bei einer Schnittrichtung sagittal durch den Kopf im äussersten Schnitt zu liegen kommt. Ausserdem ist die Ähnlichkeit einer Kiemen- und Osphradiumlamelle so gross, dass man das Osphradium sehr leicht für eine äusserste Kiemenlamelle hält. Dieses zu der Tatsache hinzugefügt, dass das Fehlen des Ophradiums nirgends gemeldet wird, lässt die Frage, ob bei parasitischen *Eulimidae* ein Ophradium vorkommt, unbeantwortet. Hiergegenüber steht, dass ich bei *Stilifer sibogae* kein Osphradium fand.

GESCHLECHTSORGANE.

Das untersuchte Exemplar von *Eulima polita* ist weiblich. Das Ovarium liegt in den obersten Windungen als verzweigte Schläuche zwischen der Leber (Fig. 27, *ov.*). Letztere überwiegt an Grösse. Was von der Entwickelung der Eier zu sehen ist, stimmt mit dem überein, was BONNEVIE über die Entwicklung von *Enteroxenos* mitteilt (6). Die Eier haben keine Follikeln und sind ziemlich weit entwickelt. Abgelöste Eier im Lumen des Ovariums oder ausserhalb dieses wurden aber nirgends konstatiert. Der Anfang des Ovidukts wird von einer Schicht von kubischem Epithel begrenzt (Fig. 27, *ovid.*). Sehr bald geht letzeres in ein hohes Epithel über (Fig. 27, 29 *ovid.*). Der Oviduct ist dort ziemlich gewunden. Trotzdem in diesem Epithel die Kerne in zwei Schichten liegen, ovale dicht bei dem Lumen und basal grosse, runde, besteht es doch aus einer Zellschicht. Wahrscheinlich hat man also doch mit zwei Zellarten zu tun. Das Epithel macht durch seine vacuolenartige Natur einen drüsenartigen Eindruck. Man kann aber keine Zellgrenzen unterscheiden, so dass nicht zu sagen ist, welche Zellen hierfür in Betracht kommen. Das Epithel ist vom Hämalaun schwach gefärbt, die Kerne stark. Nun folgt wieder ein Teil des Oviducts mit kubischem Flimmerepithel, umgeben von einer Längs- und Ringmuskelschicht. In diesen Teil mündet ein Receptaculum seminis, das durch

einen kurzen, stark gefalteten Ausführgang (Fig. 29, *a. ves. sem.*) mit dem Oviduct verbunden ist. Der Ausführgang ist auch von einer starken Muskelschicht umgeben, die sich (Fig. 29, *a. ves. sem.*), obwohl viel dünner, um das Receptaculum selbst fortsetzt. Die Sicherheit, dass dieser Anhang ein Receptaculum seminis vorstellt, hat man durch die Tatsache, dass die ganze Innenwand versehen ist mit einer dicken, schwarzgefärbten Schicht von unzählbaren Spermatozoiden, die in einer schleimigen Masse liegen (Fig. 28, *ves. sem.* und *sp.*). Das Epithel des Anhanges ist nur an einigen Stellen deutlich zu sehen; es ist dort niedrig kubisch mit runden Kernen. Gerade hinter dem Ausführgang des Receptaculum seminis mündet der Oviduct weit apicalwärts in die Mantelhöhle. Zu gleicher Zeit mündet an dieser Stelle ein verzweigtes und stark gefaltetes Organ, welches im Dach der Mantelhöhle liegt, und sich weit in dieselbe ausstreckt (Fig. 24, 25, 27, 28, 29, *sch. dr.*). Die Mündung dieses Organs ist sehr weit, die Wand besteht aus sehr hohen, stark gefärbten Epithelzellen, in welchen auch zwei Kernschichten zu sehen sind, am Lumen ovale und basal runde (Fig. 37), so dass man auch hier zwei Zellarten erwarten kann und zwar Drüsenzellen und Flimmerzellen, weil Cilien anwesend sind. Die Zellgrenzen sind nicht deutlich. Das Lumen ist ohne Inhalt; so kann man über die Funktion des Organes eigentlich nichts bestimmen. Bei den meisten parasitischen *Eulimidae* ist ein derartiges Organ von derselben Struktur und Lage beschrieben. Von Rosèn wird es Uterus (34, p. 48), von Nierstrasz nach Analogie einer derartigen Drüse bei Solenogastres Schalendrüse genannt (36, p. 15). Rosèn spricht bei *Rosenia* (34, p. 50) auch von einer Schalendrüse und findet zwei Sorten von Drüsenzellen, Schleimzellen und wahrscheinlich Eiweisszellen. Dieses ist aber nur eine Vermutung. Es ist sicher in der Benennung von Anhängen der Geschlechtsorgane von Prosobranchia noch viel Unklares. Simroth sagt unter anderen (40, p. 607): „So gehen denn die Ausdrücke Uterus, Eileiter, Schleimdrüse, Anhangsdrüsen, Enddrüsen, wie mir scheint, ohne irgend welche morphologische Klärung durcheinander. Als Uterus wird nicht

nur eine Erweiterung des Eileiters bezeichnet, gleichgültig, ob sie zur Aufnahme fertiger Eier und Embryonen dient, wie bei *Paludina*, oder erst noch als Drüse Materialien für die Eibildung liefert, sondern auch eine distale Anhangsdrüse von grossem Umfange".

Rosèn nennt die Drüse bei *Megadenus holothuricola* Uterus, wegen einer gewissen Übereinstimmung mit der von *Neritina*, wo Cilienzellen und Drüsenzellen vorkommen, welche letztere jede für sich in den Uterus münden. Ein Unterschied ist aber, dass bei *Neritina* die Zellen wie Zellen einer Drüse gruppiert sind. Übrigens ist der Uterus der Prosobranchia charakterisiert durch seinen Reichtum an tubulösen Drüsen. Es ist aber sicher, dass man keine Klarheit über die Funktion dieser Drüsen bekommen kann ohne Experimente an lebenden Exemplaren. Wenn ich also vorläufig für *Eulima polita* den Namen Schalendrüse gebrauche, so ist dieses nur, um anzudeuten, dass sie, was Lage und Struktur anbetrifft, genau mit der Schalendrüse übereinstimmt, die bei den meisten parasitischen Gastropoden beschrieben und gezeichnet worden ist (u. a. 23, Fig. 1, *gc.*; 36, Fig. 26, *sd.*). Das dieser von Nierstrasz gegebene Name nur einen vorläufigen Charakter hat, spricht aus der Tatsache, dass Nierstrasz in einer späteren Veröffentlichung gleichartige Organe wieder „Uterus" nennt (37, Fig. 5 *u.*), in seiner Diagnose aber hinter diesem Namen ein Fragezeichen setzt (37, p. 398) und in seiner Zusammenfassung noch sagt (26, p. 574): „Hierbei muss man aber Vorsicht beachten. Ich bin nämlich nicht davon überzeugt, dass dieselben Organe immer mit denselben Namen bezeichnet worden sind. So erwähnte ich bei *Stilifer* spec. das Vorhandensein einer Schalendrüse (18, Tab. 2, Fig. 26 *sd.*), welche in Bau und Lage Übereinstimmung zeigt mit dem Uterus der *Megadenen* (16, Fig. 11; Fig. 15 *u.* 16 *nt.*; 19, Fig. 17 *u.*) und *Stilifer sibogae* (18, Fig. 30 *u.*). Eine genaue Revision ist sehr erwünscht; dies gilt übrigens auch für die Geschlechtswege und ihre Anhänge, liegt aber nicht auf dem Wege dieses Artikels".

Beim Vergleichen von den Beschreibungen und Zeichnungen

scheint es mir, dass bei den meisten parasitischen *Eulimidae* ein Organ vorkommt, das mit der bei *Stilifer* spec. (36, Fig. 26 *sd.*) und *Stilifer sibogae* beschriebenen Schalendrüse übereinstimmt. (Was hier in Fig. 30 mit *u* angedeutet ist, ist im Text als Schalendrüse beschrieben. Nur bei *Gasterosiphon* hat die sogenannte Schalendrüse vielleicht einen anderen Bau (21, Fig. 4 p. 30). Bei einem Exemplar von *Stilifer sibogae* kommt dann neben der Schalendrüse nach NIERSTRASZ noch ein anderes Organ vor, welches er „Uterus" nennt (36, Fig. 34 *u.*).

Die Geschlechtsorgane des weiblichen Exemplares *B* stimmen genau mit dem von *A* überein. Die Schalendrüse ist sehr geschwollen und das Lumen ist sehr klein.

Leider ist die Konservirung des männlichen Exemplares *C* zu schlecht, um die Geschlechtsorgane eingehend beschreiben zu können. Man kann freilich sehen, dass die Testes in den Windungen zwischen der Leber liegen; letztere ist an Grösse weit überwiegend. Reife Spermatozoiden kommen weder in den Testes noch ausserhalb derselben vor; dieses Organ ist wahrscheinlich noch nicht reif. Von den Testes geht ein Vas deferens aus, von einem niedrigen Epithel begrenzt. Es ist wegen der schlechten Konservierung nicht weiter zu verfolgen. Auch war die Öffnung des Vas deferens in der Mantelhöhle nicht zu sehen; ebensowenig eine Samenrinne, die die Spermatozoiden nach dem gut entwickelten Penis führte, der an der rechten Seite des Leibes gerade hinter den Augen liegt. Er liegt mit dem Ende in die Mantelhöhle zurückgebogen (Fig. 30, *pen.*). Der Penis besteht aus lacunärem Bindegewebe, von Muskelfibrillen durchzogen; er wird durch kubische Epithelien begrenzt und ist mit einer Rinne versehen, die man noch ein Stückchen an dem Penis entlang bis in die Leibeswand verfolgen kann. Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind nicht zu konstatieren, es sei denn, dass man den vereinfachten Darmkanal des männlichen Exemplars als solches auffassen muss. Männliches und weibliches Exemplar sind von gleicher Grösse.

Vergleichen wir nun die Geschlechtsorgane der parasitischen *Eulimidae* mit denen von *Eulima polita*. Bei den ersten sind sie

meistens sehr stark entwickelt; manchmal füllen sie die ganzen obersten Windungen aus, während bei *Eulima polita* gerade die Leber in diesen Windungen überwiegend ist. Einige parasitische *Eulimidae* sind hermaphroditisch (*Pelseneeria*, *Rosenia*, *Stilifer* spec., *Stilifer sibogae*, *Mucronalia variabilis*, *Gasterosiphon*), während die übrigen getrennt geschlechtlich sind. Beide Eigentümlichkeiten kann man sich aber im Zusammenhang mit der parasitischen Lebensweise entstanden denken. Am ausführlichsten sind die Geschlechtsorgane bei *Megadenus holothuricola* beschrieben. Der Bau des Ovariums und des Geschlechtganges stimmt ganz mit dem von *Eulima polita* überein. Die Übereinstimmung von beiden Oviducten und ihren Anhängen ist sogar auffallend, nämlich: das hohe Epithel, dann das einfache Cilienepithel mit Drüsenschicht, das Ausmünden des Receptaculum seminis und das Übergehen in die Schalendrüse von gleicher Struktur (34, p. 47 und 48). Diese Übereinstimmung ist um so auffallender, weil das Oviductepithel bei den anderen untersuchten Prosobranchia einfach und niedrig ist (34, p. 47).

Rosèn beschreibt bei den männlichen Geschlechtsorganen von *Megadenus holothuricola* eine Drüse, die an gleicher Stelle wie das Vas deferens mündet, die bei den anderen Prosobranchiern nicht vorkommt und die er mit der Prostata bei anderen Opisthobranchia vergleicht. Da der Lauf des Vas deferens nicht zu verfolgen war, blieb auch die Frage unbeantwortet, ob eine derartige Drüse vorkommt oder nicht. Soweit man urteilen kann, stimmt aber der Bau der männlichen Geschlechtsorgane mit dem von *Eulima polita* überein.

ENTWICKLUNG.

Über die Entwicklung von *Eulima polita* lässt sich nichts feststellen, da Untersuchungsmaterial fehlt.

Zum Schlusse bleibt also die Frage: Hat *Eulima polita* Verwandtschaft mit den parasitischen Formen und ist er als freilebender Vorfahr dieser anzusehen?

Nach der Beschreibung der Organe von *Eulima polita* wurde

ein ausführlicher Vergleich mit denen der parasitischen *Eulimidae* gegeben; wir lassen jetzt eine Zusammenfassung davon folgen.

KAPITEL V.

VERGLEICHUNG VON EULIMA POLITA MIT DEN PARASITISCHEN EULIMIDAE.

Wir haben schon ausführlich besprochen, dass, was die Schale anbetrifft, viele Punkte von Übereinstimmung zwischen *Eulima*, *Stilifer* und *Mucronalia* bestehen, doch dass einzelne Verschiedenheiten veranlassen, dass man vorläufig noch drei Gattungen beibehält; auch die Lebensweise wurde schon ausführlich behandelt. Vorläufig kann man *Eulima polita* freilebend nennen; das Vorkommen von vielen Echinodermen auf derselben Stelle kann mit dem Finden von anderen *Eulima*'s zwischen den Stacheln von Echinodermen höchstens auf die Möglichkeit hinweisen, dass *Eulima* von den letzteren lebt. Die parasitischen *Eulimidae* parasitieren alle auf Echinodermen; so sollte also eine gewisse Übereinstimmung bestehen und diese sollte zwar nicht an und für sich, aber zusammen mit anderen Kennzeichen auf Verwandtschaft hinweisen.

Ebenso wurde der Scheinmantel schon in Bezug auf die Verwandtschaft besprochen.

Der Darmkanal von *Eulima polita* ist in vielen Hinsichten eigenartig für einen Prosobranchier; desto merkwürdiger ist, dass gerade so viele übereinstimmende Punkte mit dem der parasitischen *Eulimidae* bestehen, die sehr stark auf Verwandtschaft hinweisen. Solche übereinstimmende Punkte sind z.B.: die Muskelretractoren der parasitischen *Eulimidae*, die an den acrembolischen Rüssel von *Eulima polita* erinnern. Der Saugpharynx mit radiären Muskeln, der bei keinem einzigen anderen Prosobranchier beschrieben worden ist und hier bei *Eulima polita* und verschiedenen parasitischen *Eulimidae* vorkommt; der sehr einfache Oesophagus, der bei den meisten und gerade bei hoch entwickelten Prosobranchia so

komplizierte Drüsenbildungen hat; der eigenartige Magen, der kaum diesen Namen verdient und einerseits vom Leberepithel, andererseits vom Darmepithel begrenzt wird und zum Schlusse der Enddarm, der durch die Niere läuft.

Das Fehlen bei beiden der Kiefern, der Radula und der Speicheldrüsen, was an und für sich sehr gut auf Konvergenz beruhen kann, kann, in diesem Licht gesehen, auch als eine Übereinstimmung gelten.

Nur die Drüsenteile im Rüssel findet man nirgends bei parasitischen *Eulimidae* zurück.

Aus dem früheren Vergleiche der Augen von *Eulima polita* mit denen der parasitischen *Eulimidae* kann man keine spezielle Andeutung auf Verwandtschaft erblicken. Sie stimmen beide, soweit sie nicht reduziert sind, mit dem Bau des Prosobranchier-Auges überein; höchstens konnte als ein spezieller Punkt der Übereinstimmung gelten, dass das Pigment oft ununterbrochen ist, und dass einzelne Augen gewisser Exemplaren von *Eulima polita* ein wenig in die Tiefe gesunken sind. Hierbei tritt die Frage auf, ob dies bei *Eulima polita* als Kennzeichen der Reduktion aufgefasst werden muss. Die Tentakeln zeigen nichts besonderes.

Der Bau des Fusses spricht auch sehr für Verwandtschaft. Zuerst sind beide Fussdrüsen anwesend, während bei höhere Prosobranchia die Fusssohlendrüse manchmal fehlt. Aber viel wichtiger ist die Randdrüse, über welche schon viel in der Beschreibung des Fusses gesagt wurde; die enorme Entwickelung der Randdrüse, weit über den Fuss hinaus in den Körper hinein, und das Vorkommen der Drüsenzellen nur an einer Seite des Zentralkanals sind wichtige Punkte von Übereinstimmung. Die starke Konzentration des Nervensystems ist wohl eine Übereinstimmung von *Eulima polita* mit den parasitischen *Eulimidae*, aber es ist eine normale Erscheinung bei höheren Prosobranchia. Es ist bemerkenswert, dass bei *Eulima polita* wahrscheinlich keine Zygoneurie vorkommt. Die Buccalganglien von *Eulima polita* findet man nicht bei parasitischen *Eulimidae*, ausgenommen bei *Gasterosiphon* (21, p. 31 und Fig. 5); bei dieser Form liegen sie nicht wie bei

Eulima polita bei dem Pharynx, sondern direkt bei den Pleuralganglien.

Die Niere wird bei *Eulima polita* wie bei den parasitischen *Eulimidae* vom Rectum durchbohrt, übrigens findet man bei der Niere keine spezielle Punkte der Übereinstimmung. Ein Unterschied liegt darin, dass bei den Parasiten kein Renopericardialgang gefunden wird und dass zwei Arten von Zellen in der Niere vorkommen.

Das Herz ist bei beiden normal gebaut. Ebenso weist die Kieme keine Besonderheiten auf. Das Osphradium kann keinen Vergleichungspunkt liefern, weil es unbestimmt ist, ob es bei parasitischen *Eulimidae* vorkommt. Das Wenige, das man über den Bau der Hypobranchialdrüse kennt, lässt keinen Vergleich zu. Das Fehlen dieser Drüse bei *Eulima equestris* kann auf Reduktion beruhen, obwohl die Kieme noch anwesend ist, während die Hypobranchialdrüse manchmal mit dem Ctenidium verschwindet (15, p. 157); andererseits ist über die Funktion der Hypobranchialdrüse noch sehr wenig bekannt.

Sowie schon bei der Beschreibung bemerkt wurde, zeigen auch die Geschlechtsorgane typische Übereinstimmung: erstens im Bau des Ovariums und der Eier und im Fehlen der Follikeln, die bei Prosobranchia öfters vorkommen. Weiter die volkommene Übereinstimmung des Baues des Oviducts von *Megadenus holothuricola* mit dem von *Eulima polita*, nämlich ein hohes, höchstwahrscheinlich sezernierendes Epithel mit zwei Schichten von Kernen, während das Epithel des Oviducts der untersuchten Prosobranchia meistens einfach und niedrig ist (34, p. 47); dann ein niedriges, kubisches, von einem Muskelmantel umgebenes Epithel, in welches ein Receptaculum seminis mündet und zum Schlusse eine Schalendrüse von typischem Bau und Struktur. Die männlichen Geschlechtsorgane lassen einen derartigen Vergleich nicht zu, wegen der schlechten Konservierung von *Eulima polita* ♂. Der Hermaphroditismus von einigen parasitischen Exemplaren und das Fehlen eines Penis bei diesen braucht natürlich nicht gegen Verwandtschaft zu sprechen.

Zusammenfassend kommt man zum Schluss, dass die Formen, welche unter die Gruppe der parasitischen *Eulimidae* gerechnet sind, sicherlich enge Verwandtschaft mit *Eulima polita* haben. Nicht nur weist hierauf der allgemeine anatomische Bau hin, sondern besonders auch die grosse Übereinstimmung des Darmkanals, des Fusses, der Augen, der Niere und der Geschlechtsorgane.

Im Obenstehenden hat besonders *Megadenus holothuricola* als Vergleichungsmaterial mit *Eulima polita* gedient. Dieses findet seine Ursache nicht nur in dem hohen Grad von Übereinstimmung, aber auch in der Tatsache, dass diese Form in vieler Hinsicht noch am wenigsten in Folge von parasitischer Lebensweise reduzirt ist. Dass diese Anschauung über Verwandtschaft zugleich für die anderen gilt, wird deutlich, wenn man einen Vergleich der parasitischen *Eulimidae* unter einander zieht. Ich gebe hier die Meinung von NIERSTRASZ wieder, der ich mich ganz anschliesse (26, p. 576): „Eine Einteilung in Genera ist demnach aus anatomischen Gründen ganz unmöglich. Wünscht man aber letzteres doch durchzuführen, so muss man sich streng an ein einziges der Merkmale halten". Hierfür ist die Schale durch ihren grossen Konservatismus besonders geeignet. Nach NIERSTRASZ muss man vorläufig drei Gattungen unterscheiden, nämlich *Mucronalia*, *Stilifer* und *Eulima*. Weiter ist das Wesen des Scheinmantels von *Rosenia* und *Pelseneeria* (nach KOEHLER & VANEY gehören diese Formen in der Gattung *Pelseneeria* (23, p. 193)) vorläufig ein Argument um eigene Genera dafür anzunehmen. Hierzu will ich bemerken, dass die Schale von *Rosenia turtoni*, früher *Stilifer turtoni* genannt, genau mit der von *Stilifer* (34, p. 8) übereinstimmt, mit dem einzigen Unterschiede, dass die Form des Mundes des letzteren oben sehr verengt ist, welches bei dem erstgenannten nicht der Fall ist. Auch die Gattung *Megadenus* soll als solche bestehen bleiben, so lange die Schale nicht genügend bekannt ist und es deshalb noch nicht zu bestimmen ist, ob sie sich näher an *Mucronalia*, oder *Stilifer* anreiht (26, p. 577). Ebenso bleibt die Gattung *Gasterosiphon* vorläufig bestehen, weil diese Form

in der Anpassung an den Parasitismus so weit gefordert ist, dass sie ziemlich isoliert steht.

Die zweite Frage war, ob man *Eulima polita* als freilebenden Vorfahren der parasitischen *Eulimidae* betrachten soll. An und für sich muss man sagen, dass eine freilebende Form wie *Eulima polita*, die sosehr im Bau mit den Parasiten übereinstimmt, als freilebender Vorfahr betrachtet werden darf, um so mehr, weil viel darauf hinweist, dass die Parasiten auf dem Wege sind sich der parasitischen Lebensweise anzupassen. Der abweichende Bau der verschiedenen Organe von *Eulima polita* unter den Prosobranchia (Darmkanal, Fuss, Auge, Geschlechtsorgane) wirft vielleicht die Frage auf, ob man hier nicht doch an den Einfluss einer speciellen, z. B. parasitischen Lebensweise denken muss. In diesem Falle müsste man den freilebenden Vorfahren der Parasiten bei den freilebenden Ahnen von *Eulima polita* suchen, oder irgend wo anders. Bei der Beschreibung der Lebensweise kam ich zur Schlussfolgerung, dass man vorläufig *Eulima polita* als freilebend betrachten darf. Ausserdem scheint es mir nicht annehmbar, dass man Abweichungen, wie im Bau des Saugpharynx und in der enormen Entwickelung der Randdrüsen vorkommen, entstanden denken kann als Folge der parasitischen Lebensweise. Erklärlicher scheint es mir, dass die Gattung *Eulima* in frühen Zeiten eine eigene Entwickelungsrichtung eingeschlagen hat, die zu dem abweichenden Bau der Organe und zugleich zu einer gewissen Disposition zur parasitischen Lebensweise führte. Fossile parasitische *Eulimidae* sind nirgends gefunden, was aber nicht sagen will, dass sie nicht vorkommen, denn es ist leicht, diese Formen zu übersehen und ausserdem ist die Aufmerksamkeit nur in letzter Zeit darauf gelenkt gewesen. Es spricht viel für die Auffassung *Eulima polita* als einen Vorfahren zu betrachten. *Eulima polita* ist aber eine europäische Form, während die parasitischen *Eulimidae* kosmopolitisch und die meisten tropisch sind. Es ist also sehr wahrscheinlich, dass die parasitischen *Eulimidae* sich aus verschiedenen Formen entwickelt haben und dass an verschiedenen Stellen freilebende Tiere sich dem Parasitismus angepasst haben. Um Sicherheit dar-

über zu bekommen, ob alle diese Tiere zur Gattung *Eulima* gehören, muss man nicht nur den anatomischen Bau und die Lebensweise von vielen anderen *Eulima*-Arten untersuchen, sondern auch noch den der bis jetzt unbekannten Prosobranchier-Gruppen. Ausserdem muss man die Frage stellen, ob freilebende *Stilifer-* und *Mucronalia*-Arten bekannt sind. Freilebende *Stiliferi* sind, soweit ich weiss, nicht gefunden worden. Die Gattung *Mucronalia* wird von ADAMS (1) beschrieben als nicht parasitisch lebend. Die Angaben über die Lebensweise sind hier aber auch wieder sehr kurz und deshalb von relativem Werte. Neue Exemplare und neue Untersuchungen müssen also zeigen, welche freilebende Formen als Vorfahren der parasitischen *Eulimidae* zu betrachten sind. Die Meinung, dass man diese in der Gattung *Eulima* suchen soll, hat durch meine Untersuchung sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen.

Zum Schlusse bleibt noch die Frage, auf welcher Stufe im System der Prosobranchier *Eulima* steht. Schon früher sahen wir, dass die Einteilung nach PELSENEER (28, p. 158) in Platypoda aglossa verworfen werden muss. HESCHELER, der die Einteilung von BOUVIER folgt, stellt sie unter die Proboscidifera holostomata (15, p. 7). LANG und OSWALD (45, p. 126) zählen sie zu den Taenioglossa mit acrembolischem Rüssel, einer Gruppe, die die Proboscidifera von BOUVIER umfasst. HALLER (40, p. 391) bildet eine Gruppe aus den folgenden Familien: *Melaniidae*, *Cerithiidae*, *Pyramidellidae*, *Turritellidae*, *Vermetidae*, *Eulimidae*; er fügt hinzu: „Die Pyramidelliden und Eulimiden können nur vermuthungsweise hierhergezogen werden".

Es ist wohl bemerkenswert dass trotzdem nichts als die Schale und äusserliche Kennzeichen von *Eulima* bekannt waren, diese Form doch in die Nähe der Familien gestellt wurde, zu denen er nach dem anatomischen Bau gehört. Ob man aber die vier Familien *Scalariidae*, *Solariidae*, *Pyramidellidae* und *Eulimidae* zu einer besonderen Gruppe unter den Taenioglossa rechnen soll, so wie BOUVIER dieses auf Grund von gewisser Übereinstimmung im Bau des Rüssels, der weit reduzierten Radula und von einem sehr unansehnlichen Pharynx tut? Die *Scalariidae* und *Solariidae* stellen

auch eigenartige Familien in der Gruppe der Prosobranchia dar, die man nicht unterbringen kann. Eine kurze Übersicht über ihren Bau giebt BOUVIER in seiner Veröffentlichung über das Nervensystem (7, p. 156). Auch findet man da etwas über den Bau der *Pyramidellidae* (7, p. 470). Man muss sehr viele Prosobranchier gesehen und studiert haben um sich ein Urteil über die Einteilung bilden zu können. Wohl kann man aber sagen, dass *Eulima polita* durch den Bau seines Nervensystems, durch das doppelt gefiederte Osphradium, die wahrscheinliche Dialyneurie und den langen Rüssel sich den *Cerithiidae* anschliesst. In dieser Familie ist gerade der Übergang von Dialyneurie zu Zygoneurie und von einem einfachen zu einem doppelt gefiederten Osphradium zu verfolgen (7, p. 155). Aus diesem Grunde scheint es mir auch besser keine isolierte Gruppe aus den vier Familien zu bilden, wie es BOUVIER tut, sondern dieselben — wenigstens die *Eulimidae* — bei den Taenioglossa mit acrembolischem Rüssel unterzubringen. Es würde interessant sein die *Scalaridae*, *Solariidae*, *Pyramidellidae* und *Eulimidae* in Beziehung auf ihren Bau und Lebensweise gründlich mit einander zu vergleichen.

KAPITEL VI.

DIE FUSSDRÜSEN VON THYCA CRYSTALLINA.

Der Scheinfuss von *Thyca ectoconcha* (35, p. 21, Fig. 4, 5), von den SARASINS beschrieben, wird von ihnen als eine Velarbildung und homolog mit dem Scheinmantel von *Stilifer* betrachtet. Den eigentlichen Fuss findet man nach den SARASINS als eine distale Falte, den Scheinfuss umgebend zurück (35, p. 30). KÜKENTHAL hat eine andere Auffassung über den Scheinfuss. Bei *Thyca pellucida* besteht er nämlich aus drei Lappen (19, Fig. 9). KÜKENTHAL betrachtete den proximalen Teil als eine Anlage des Kopfes, die beiden lateralen als Fussteile (19, p. 8). Die distale Falte sollte dann dem Metapodium entsprechen. Bei *Thyca ectoconcha* und *Thyca crystallina*, bei welchen der Scheinfuss keine Abteilungen hat, sollte dennoch der grösste Teil des letztgenannten Fuss-

gewebe sein. Die Fussdrüsen sollten dann reduziert sein. NIERSTRASZ schliesst sich in seiner Beschreibung von *Thyca cristallina* dieser Meinung an, und hält die distale Falte um den Scheinfuss für ein Metapodium. Nach ROSÈN (34, p. 26) kann man mit den zu jener Zeit bekannten Tatsachen nicht entscheiden, welcher Autor im Rechte ist. KOEHLER & VANEY beschrieben in 1912 wiederum eine neue *Thyca*-Art, nämlich *Thyca stellasteris*, die durch die Form der Schale und das Fehlen des Rüssels gewissermassen isoliert stand. Diese Form brachte in sofern eine Aufklärung, dass in der distalen Falte um den Scheinfuss die beiden Fussdrüsen gefunden wurden. Hier repräsentiert also die Falte den grössten Teil des Fusses und nicht nur das Metapodium (23, p. 199, Taf. X, Fig. 11). An dem dorsalen und hintersten Teil der Falte kommt sogar ein selbständiges Metapodium vor (23, T. X, Fig. 11). Mit Bezug auf diese Untersuchung sagt NIERSTRASZ (26, p. 544): „Nachuntersuchung über die Frage, wie der Scheinfuss mit seiner hinteren Falte aufzufassen ist und ob in dieser Falte vielleicht bei anderen Arten auch noch Reste von Fussdrüsen vorkommen, ist erwünscht."

Durch die Freundlichkeit von Professor NIERSTRASZ konnte ich seine Präparate auf diesen Punkt untersuchen und ich konnte in allen 8 Exemplaren von *Thyca crystallina*, selbst bei den jüngeren derselben, die beiden Fussdrüsen mit ihren Ausgängen in der distalen Falte finden. Diese letzte streckt sich nämlich an einer Seite ziemlich weit nach vorn raus (36, Fig. 6, *m*). Gerade dort liegt der grösste Teil der Fussdrüse und zwar ungefähr an der Stelle, wo die distale und proximale Falte in einander übergehen, manchmal sogar an der proximalen Seite (Fig. 40, *r. dr.*). Die distale Falte stellt also in *Thyca crystallina* ebenso wie in *Thyca stellasteris* den reduzierten Fuss und nicht nur das Metapodium vor. ROSÈN sagt (34, p. 26), dass gegen die Auffassung, die die distale Falte als Fuss betrachtet, die Tatsache spricht, dass in Fig. 5 der SARASINS die Tentakel- und Fussfalte mit einander in Verbindung stehen. Bei *Thyca stellasteris* und auch bei allen Präparaten von *Thyca crystallina* ist dieser Übergang in den Schnitten zu sehen. Weil aber bei Gastropoden, speziell bei

parasitischen, Kopf und Fuss ohne scharfe Grenze in einander übergehen, scheint mir dieses keine Schwierigkeit. Ein Metapodium, wie man es bei *Thyca crystallina* findet, kommt nicht vor. An der tentaculären Falte kommt an der ventralen Seite auch die Drüse vor (Fig. 40), die durch KOEHLER & VANEY bei *Thyca stellasteris* beschrieben ist als: „une crypte largement ouverte et limité par un épithelium à cellules très hautes et glandulaires" (23, p. 198).

Im Zusammenhang mit der Randdrüse von *Eulima polita* und den parasitischen *Eulimidae* ist es interessant zu bemerken, dass auch bei *Thyca crystallina* die Drüsenzellen nur an der einen Seite des Zentralkanals liegen. KOEHLER & VANEY halten den Scheinfuss aber nicht ganz für eine Kopfbildung. Auf Grund des allmählichen Übergangs des Fusses in den Scheinfuss und der Meinung, dass der Scheinfuss von *Thyca pellucida* aus 3 Lappen besteht, sagen sie (23, p. 200): „Il n'est plus possible d'admettre que ce pseudo-pied puisse dériver exclusivement du velum comme le pensaient les SARASIN et soit ainsi une forme céphalique." ROSÈN weist schon auf die Unbestimmtheit der Auffassung KÜKENTHAL's von *Thyca pellucida* hin. Eine derartige Erscheinung wie in Fig. 9 konnte sehr leicht durch Kontraction bei der Konservirung entstehen (34, p. 26). Ausserdem setzen sich die Trennungslinien in der Figur von KÜKENTHAL nicht bis an den Rüssel fort (19, Taf. 2, Fig. 9). Um die Frage zu lösen war es nötig die Innervierung des Scheinfusses zu untersuchen, was, wie NIERSTRASZ schon bemerkte, leider für *Thyca stellasteris* nicht geschehen war (26, p. 544). Nach eingehender Untersuchung sah ich, dass die distale Falte von den beiden Pedalganglien innerviert wird; dass diese letztgenannten aber keine Zweige in den Scheinfuss senden und dass dieser nur von den Cerebralganglien innerviert wird. Der eine vom Pedalganglion ausgehende Zweig scheint nach dem Scheinfuss zu gehen; wirklich geht er aber an diesem entlang nach dem Teile des Fusses, der zur Seite des Scheinfusses liegt. Die Innervation ins Auge fassend, muss man also den Scheinfuss von *Thyca crystallina* als eine Kopfbildung betrachten. Wenn dieses auch für *Thyca pellucida* gültig ist, so müsste hiermit eine der

Gründe verfallen, der Auffassung, welche *Thyca pellucida* als primitive Form betrachtet (26, p. 542).

Ein Argument gegen die Auffassung des Scheinfusses als Kopfbildung könnte in der Tatsache liegen, dass der Columellamuskel, der normalerweise in den Fuss übergeht, hier zum grössten Teil im Scheinfuss verläuft (36, Fig. 10, 11). Die Vettern SARASIN wiesen aber schon darauf hin (35, p. 30), dass dieses kein begründetes Argument zu sein braucht, weil bei *Capulus* und *Hipponyx* die Muskulatur nicht nur dem Fuss, aber auch den Kopfretractoren angehört. Bedenkt man ausserdem, dass der Scheinfuss bei *Thyca* die Funktion des Festhaltens übernommen hat, dann ist es sehr begreiflich, dass dieser Muskel sich am Kopfteil, auf Kosten der Muskulatur des eigentlichen Fusses, kräftig entwickelt hat.

KAPITEL VII.

ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE.

Der parasitische Gastropode, gefunden auf *Prionechinus sagittiger* Alex. Agass., — im Zoologischen Museum in Utrecht aufbewahrt —, ist ein Exemplar von *Stilifer sibogae.*

Fürsoweit bekannt ist, hat die Gattung *Eulima* keine Radula. *Eulima polita* ist eng mit den sogenannten parasitischen *Eulimidae* verwandt und kann als einer ihrer freilebenden Vorfahren betrachtet werden.

Eulima gehört zu den höheren Taenioglossa in der Nähe von den *Cerithiidae.* In einigen Hinsichten weicht ihr Bau von dem normalen Bau der Prosobranchier ab.

Thyca crystallina hat zwei Fussdrüsen. Die distale Falte um den Scheinfuss muss nicht als Metapodium, sondern als Fuss betrachtet werden.

Die Innervation des Scheinfusses von *Thyca crystallina* weist darauf hin, dass dieser als eine Bildung des Kopfes zu betrachten ist.

LITERATUR.

1. Adams, A., Ann. and Mag. of Nat. Hist., 1860.
2. Bartsch, P., A new parasitic Mollusc of the genus *Eulima*, in: Proc. U. S. Nation. Mus., v. 32, 1907, p. 555—556.
3. —— *Eulima capillastericola* sp. nov., in: Videnskab. Meddel. Naturhist. For. Kjöbenhavn 1909, 1910, p. 195.
4. Bernard, F., Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches: Ann. des Sciences naturelles (7) v. 9, 10, 1890.
5. Bonnevie, Kr., *Enteroxenos östergreni*, ein neuer, in Holothurien schmarotzender Gastropode, in: Zool. Jahrb., Anat., v. 15, 1902, p. 731—792.
6. —— Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*, in: Jen. Ztschr. Nat. v. 41, 1906, p. 229—428.
7. Bouvier, E. L., Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Sciences Nat., (7) v. 3, 4, 1887.
8. Broderip, Characters of new species of Mollusca and Conchifera collected by mr. Cumming. Proc. Zool. Soc., London 1832.
9. Buchner, E., Einführung in die europaeische Meeresmollusken-Fauna.
10. Carrière, J., Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäss-System der Lamellibranchier und Gastropoden. Arch. f. micr. Anat. v. 21, 1882.
11. Cooke, A. H., Molluscs, in: The Cambridge Nat. Hist.
12. Cossmann, Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Eocène des environs de Paris 1888.
13. Fischer, P., Monographie des genres *Stilifer* et *Entoconcha*. Journal de Conchyliologie, v. 12, 1864.
14. Houssay, F., Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. Arch. Zool. expér. (2) v. 2, 1884.
15. Hescheler, K., Mollusca, in: Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2 Aufl., 1900.
16. Jeffreys, Remarks on *Stilifer*, a genus of quasi parasitic Mollusc, Ann. Mag. Nat. Hist., 1864.
17. —— British Conchology. v. 4, 1867.
18. Jordan, H., Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere, v. 1, 1913.
19. Kükenthal, W., Parasitische Schnecken, in: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt, v. 24, 1898, p. 1—14.
20. Vaney, C., L'adaption des Gastropodes au parasitisme. Bull. sc. de la France et de la Belgique. (7) v. 47 F. 1, 1913.

21. Koehler, R. et Vaney, C., *Entosiphon deimatis.* Revue Suisse de Zoologie, v. 11, 1903, p. 23.
22. —— Description d'un nouveau genre de Prosobranches parasite sur certains Echinides. Bull. Inst. Océanographique, no. 118, 30 Mai 1908.
23. —— Nouvelles formes de Gastéropodes ectoparasites. Bull. Scient. (7) v. 46, p. 192, 1912.
24. Lacaze Duthiers, Arch. de Zool. exp. 1872.
25. Léon Frédéricq, Die Sekretion von Schutz- und Nutzstoffen, in: Winterstein. Hdb. der Vergl. Physiologie.
26. Nierstrasz, H. F., Die parasitischen Gastropoden. Ergebn. und Fortschr. der Zoologie. v. 3, 1913.
27. —— Die Amphineuren. Ergebn. u. Fortschr. der Zool. v. 1, 1909.
28. Pelseneer, P., Mollusca, in: Ray Lankaster, Treatise on Zoology, v. 5, 1906.
29. —— Deux Mollusques, parasites de Mollusques, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, v. 1, 1912, p. 479—484.
30. —— Ethologie de quelques Odostomia et d'un Monstrillide parasite de l'un deux. Bull. sc. de la Fr. et de la Belg. (7) v. 48 F. I, 1914.
31. —— Ann. de la Soc. malac. de Belg. v. 13.
32. Perrier, R., Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Sc. Nat. (7) v. 7, 8, 1889.
33. Risso, A., Histoire Naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des envirions de Nice et des Alpes maritimes. v. 4. 1826, p. 123.
34. Rosèn, N., Zur Kenntnis der parasitischen Schnecken, in: Lund Univ. Årsskrift. (N. F.), Afd. 2, v. 6. No. 4, 1910.
35. Sarasin, P. und F., Ueber zwei parasitische Schnecken, in: Ergebn. naturw. Forschungen Ceylon 1884—1886, v. I, Heft 1, 1887, p. 21—31.
36. Schepman, M. M. u. Nierstrasz, H. F., Parasitische Prosobranchier der Siboga-Expedition, in: Uitkomsten zool., bot., oceanogr. en geol. geb. Nederlandsch Oost-Indië, 1899—1900, Lief. 49^2, 1909, p. 1—27.
37. —— Parasitische und kommensalistische Mollusken aus Holothurien, in: Voeltzkow's Reise Ost-Afrika 1903—1905, v. 4, 1913, p. 383—416.
38. Schiemenz, P., Parasitische Schnecken, in: Biol. Ctrbl., v. 9, 1889—1890, p. 567—574, 585—594.
39. Semper, K., Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, v. 2, 1880.
40. Simroth, H., Mollusca, in: Bronn, Klass. Ordn. Tierreich, Lief. 30—34, 1898; Lief. 90—94, 1907.
41. Sluiter en Swellengrebel, De dierlijke parasieten van den mensch en van onze huisdieren, 2e druk, 1912.
42. Turton, Description of some new British shells. Zool. Journ. v. 2, 1826, p. 367.
43. Watson, R. B., Report on the Scaphopoda and Gastropoda, collected by H. M. S. Challenger, in: Rep. sc. Res. Challenger. Zool., v. 15, 1886.
44. Wilhelmi, Zool. Anz. v. 34.
45. Willem, Arch. de Biol. v. 12.

ERKLÄRUNG DER ABKÜRZUNGEN.

a. = Auge.
an. = Anus.
a. r. dr. = Ausführgang der Randdrüse.
a. ves. sem. = Ausführgang der vesicula seminalis.
bl. l. = Blutlacunen.
bucc. g. = Buccalganglion.
c. m. = Columellamuskel.
c. pl. g. = Cerebro-pleuralganglion.
c. w. = Coelomwand des Seeigels.
d. = Darm.
d. d. = dünne Darm.
dr. c. = Drüsenzellen der Randdrüse.
e. d. = Enddarm.
ep. = Epithel des Seeigels.
f. = Fuss.
fs. dr. = Fusssohlendrüse.
h. = Herz.
h. g. = Hermaphroditischer Gang.
hy. a. = Hypobranchialdrüse.
hy. b. = »
hy. c. = »
k. = Kieme.
ka. = Kammer.
k. la. = Kiemenlamelle.
k. v. = Kiemenvene.
l. = Leber.
la. = Larve.
L. c. = Leydig'sche Zellen.
$l.\ c._1$ und $l.\ c._2$ = Leberzellen.
l. ep. = Leberepithel.
l. pl. g. = linkes Pleuralganglion.
m. = Mantel.
ma. = Magen.
metap. = Metapodinm.
m. h. = Mantelhöhle.
m. o. = Mundöffnung.
m. r. = Muskelretractor.
n. = Niere.

n. o. = Nierenöffnung.
n. pap. = Nierenpapillen.
ob. l. = Oberlippe.
oes. = Oesophagus.
o. fs. dr. = Ausmündung der Fusssohlendrüse.
op. = Operculum.
o. r. dr. = Ausmündung der Randdrüse.
osphr. = Osphradium.
osphr. g. = Osphradial Ganglion.
ot. = Otocyst.
ov. = Ovarium.
ovid. = Oviduct.
pd. g. = Pedalganglion.
pen. = Penis.
per. = Pericard.
phar. = Pharynx.
pl. g. = Pleuralganglion.
r. = Rüssel.
r_1. = Zweiter Teil des Rüssels.
r_2. = Dritter » » »
r. dr. = Randdrüse.
r. ped. g. = rechtes Pedalganglion.
r. p. g. = Renopericardialgang.
r. s. + ov. = Receptaculum seminis et ovorum.
s. = Secret der Fusssohlendrüse.
sch. dr. = Schalendrüse.
sch. m. = Scheinmantel.
schu. = Schnauze.
sp. = Spermatozoiden.
sub. i. g. = Sub-intestinalganglion.
sup. i. g. = Supra-intestinalganglion.
t. = Tentakel.
t_1. = Tentakel 1.
t_2. = Tentakel 2.
test. = Testis.
u. = Übergang des zweiten in den dritten Teil des Rüssels.
u_1. = Übergang des Rüssels in den Pharynx.
v. ep. = Das ventrale Epithel des Zentralkanals der Randdrüse.
ves. sem. = Vesicula seminalis.
visc. g. = Visceralganglion.
v. k. = Vorkammer.
x. = Körper im Mantel von *Stilifer sibogae.*
y. = » » » » » » »
y_1. = » in der Mantelhöhle von *Stilifer* von NIERSTRASZ
z. = » » » » » » *sibogae.*

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

TAFEL II.

Stilifer sibogae.

Fig. 1 und 2. *Stilifer sibogae* auf *Prionechinus sagittiger* ALEX. AGASS., 23 × und 25 ×.

» 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12. Schnitte durch *Stilifer sibogae*, 88 ×. (In fig. 9 steht *v. s.* + *o. v.*, lese: *r. s.* + *o. v.*)

» 7. Rand- und Fusssohlendrüse, 300 ×.

» 13. Pharynx von *Stilifer sibogae* A von NIERSTRASZ, 180 ×.

» 14. Körper *z* aus der Mantelhöhle, 172 ×.

» 15. Zeichnung nach Rekonstruktion in Wachs.

TAFEL III.

Fig. 16 und 17. Teil der Larve und Körper *y* aus der Mantelhöhle von *Stilifer sibogae* B von NIERSTRASZ, 600 ×.

Fig. 17 ist mit einem Teil der Fig. 38 von NIERSTRASZ (36) zu vergleichen.

Eulima polita.

Fig. 18. *Eulima polita* A, mit gebrochener Schale, 23 ×.

„ 19. » » » entkalkt, 3 ×.

» 20. » » B, 23 ×.

» 21. » » » entkalkt, 5 ×.

» 22. » » C, entkalkt, 23 ×.

» 23, 24, 25, 26, 27. Schnitte durch *Eulima polita* A nach den Linien, angegeben in Fig. 19; Fig. 23, 24, 25, 27, 24 ×, Fig. 26, 40 ×.

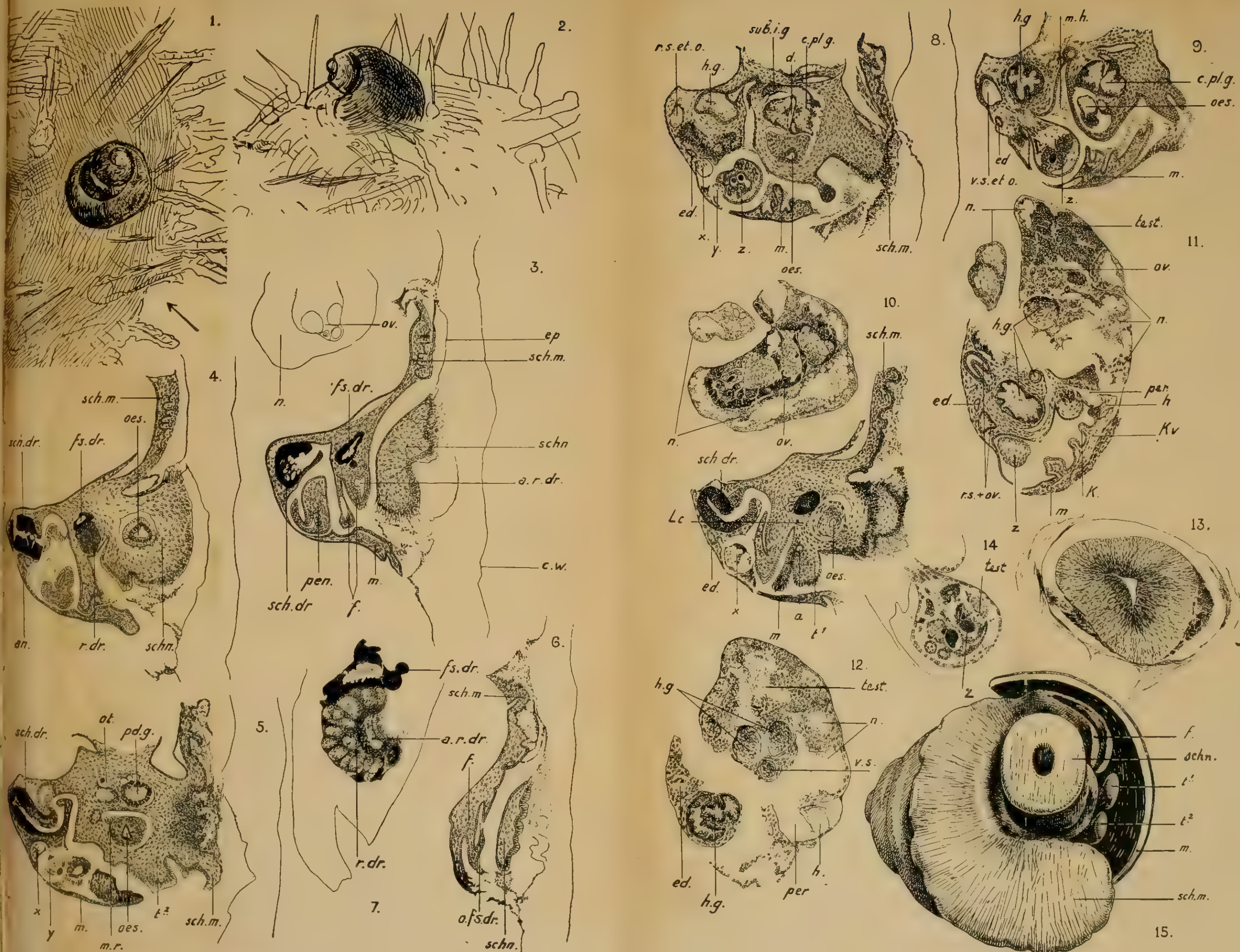


Fig. 1—15 A. JONKER, ceteras PRIJS del.



Fig. 16—27 A. JONKER, ceteras PRIJS del.

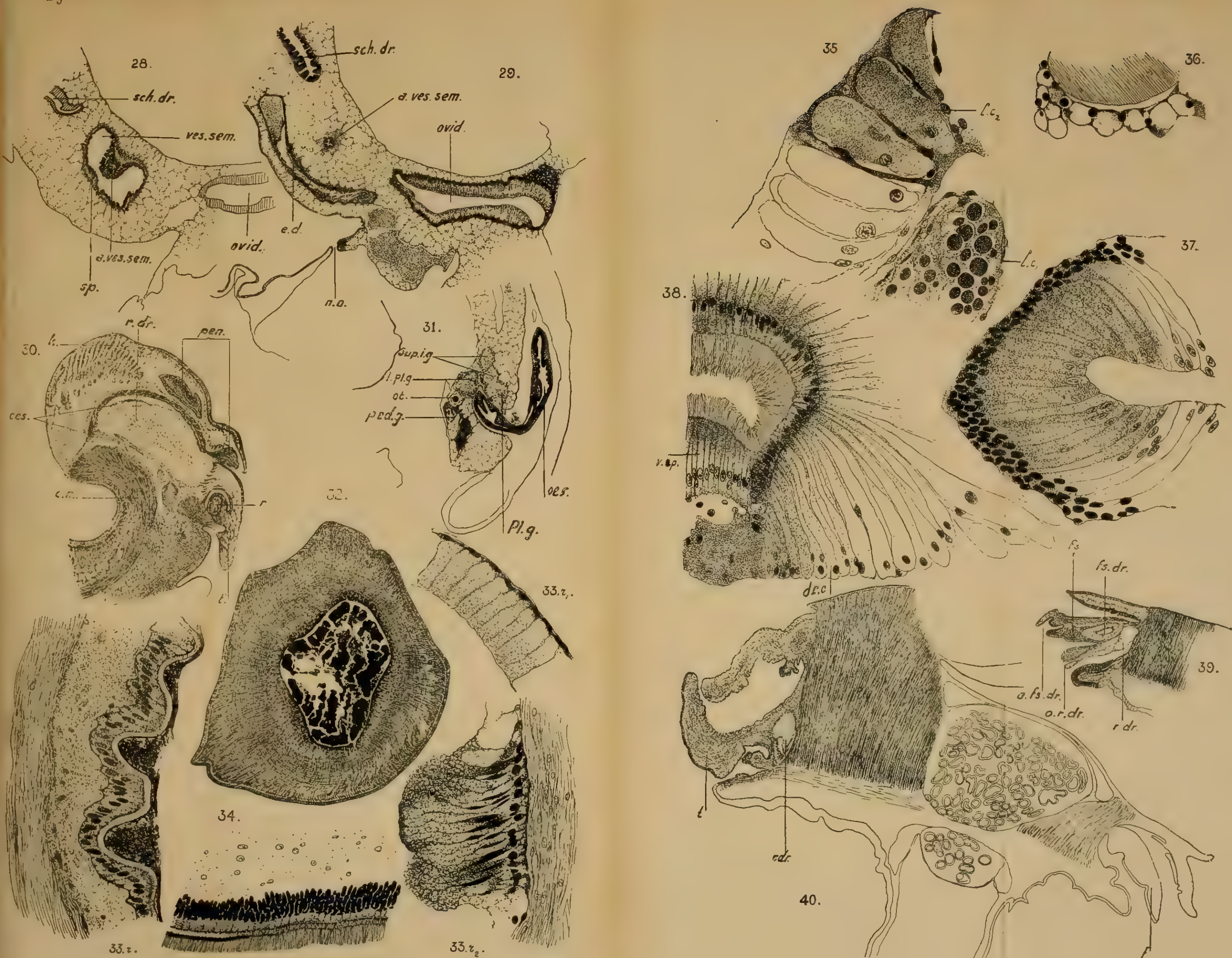


Fig. 28—40 A. JONKER, ceteras PRIJS del.

TAFEL IV.

Fig. 28 und 29. Schnitte durch *Eulima polita* A. nach den Linien, angegeben in Fig. 19, 40 ×.

» 30. Schnitte durch *Eulima polita* C, 20 ×.

» 31. » » » » B, 40 ×.

» 32. Pharynx von *Eulima polita* B, 152 ×.

» 33*r*, 33r_1 und 33r_2. Rüsselepithel, 500 ×.

» 34. Ventrales Fussepithel, 500 ×.

» 35. Leberepithel, 500 ×.

» 36. Nierenepithel, 500 ×.

» 37. Schalendrüsenepithel, 500 ×.

» 38. Randdrüsenepithel, 500 ×.

Thyca crystallina.

Fig. 39. Distale Falte um den Scheinfuss mit Fussdrüsen, 60 ×.

» 40. Schnitt durch *Thyca crystallina*, mit dem Fig. 10 von NIERSTRASZ (36) zu vergleichen, 60 ×.

L'ANATOMIE DES POILS URTICANTS DE PARASA (LATOIA) LEPIDA CRAM

PAR

P. E. KEUCHENIUS
Djember (Java).

(Avec planche V et une figure dans le texte).

INTRODUCTION.

Les larves de beaucoup de *Lépidoptères* des tropiques possèdent des poils, qui, à l'attouchement, produisent sur la peau des enflures de plus ou moins grande dimension. Ces éruptions cutanées causent quelquefois des démangéaisons assez désagréables.

En Europe on connaît une maladie analogue sous le nom d'*Urticaria endemica*, qui est causée par *Thaumetopoea*, la chenille processionnaire. Les chenilles de certains *Limacodidae* ont des poils, dont l'influence sur la peau humaine est autre. Leur piqûre n'a pas pour résultat l'*Urticaria endemica* proprement dite, mais une affection de la peau accompagnée d'une chaleur brûlante, qui fait assez souffrir pendant quelques heures. Il me semble, qu'on puisse parler ici de poils urticants. Si je ne me trompe, on n'a pas encore constaté cette sorte de poils sécréteurs chez les Insectes.

La différence entre les poils des chenilles des *Limacodidae* et ceux de la plupart des autres chenilles réside en outre dans le fait, que les poils de ces dernières se détachent très facilement de l'animal, de sorte que le vent ou le frôlement aux feuilles et branches les fait tomber; le vent peut alors les transporter au loin. Quand ils entrent en contact avec la peau humaine, ils peuvent parsuite du moindre frottement contre celle-ci, s'y enfoncer,

grâce à leur pointes très fines, et y rester accrochés, parce qu'ils sont pourvus de crochets. Les poils des *Limacodidae* par contre sont attachés solidement à la peau de la chenille et il faut un contact direct avec celle-ci pour constater l'effet des organes urticants.

On n'a pas que je sache étudié l'anatomie de ces poils jusqu'à présent. Dans les pages suivantes on ne trouvera qu'une description des poils urticants de *Parasa lepida*, d'un insecte se trouvant fréquemment à Java.

Méthode.

Il va sans dire, que je ne pouvais pas étudier l'histologie détaillée sur des poils urticants intacts. Il me fallait donc faire des coupes sériées très minces. Ce travail technique présentait d'assez grandes difficultés, vu la finesse de l'objet — n'ayant que 0,025 à 0,04 mm. de diamètre —, vu aussi l'enveloppe chitineuse des poils, qui offrent au microtome une sérieuse résistence, de sorte que des sections minces ne pouvaient être obtenues qu'avec peine.

Les chenilles, après avoir été coupées longitudinalement en deux, furent fixées pendant 24 heures dans un mélange d'une partie d'acide acétique et de neuf parties d'alcool absolu. En suite les papilles portant les poils urticants ont été enlevées du corps de la chenille et lavées selon les prescriptions des manuels techniques et colorées en entier.

J'avais essayé aussi une coloration des sections après les avoir collées sur des couvres d'objet, mais les résultats n'étaient guère satisfaisants. L'enveloppe chitineuse se détachait régulièrement du verre. Même en collant les coupes à l'aide d'agar-agar 0,1°/$_0$ sur des couvres d'objet, préalablement induits d'une mince couche d'albumine glycérinée, la chitine ne tenait pas jusqu'à la fin des manipulations.

En ce qui concerne la microtomie des insectes je voudrais, me basant sur mes expériences personnelles, déconseiller une coloration des coupes à tous ceux, qui veulent s'occuper de cette branche de la science entomologique. La coloration des objets entiers n'a

que cet inconvénient, qu'elle demande un peu plus de temps, puisque la chitine empêche la pénétration des couleurs. Ces dernières pénètrent donc ainsi que les moyens fixateurs seulement à l'endroit, où l'objet est sectionné et en outre par les ouvertures naturelles de l'animal telles que les stigmates, la bouche, l'anus etc. Toutefois une coloration pendant deux jours peut être considérée comme suffisante pour les poils urticants, tandis que autrefois en étudiant des Diptères [1]) je fus obligé de colorer bien plus longtemps. Quand on colore l'objet en entier il arrive quelquefois, qu'il se teint inégalement. La coloration est alors la plus intense à l'endroit, où la couleur a pénétré en premier lieu. On peut obvier à cet état fâcheux en faisant de petites coupures dans l'objet. Il sera encore mieux de faire ces manipulations avant la fixation.

La plupart des préparations ont été colorées avec une solution aqueuse d'haemalun ou d'aluncarmin. Pour faire ressortir spécialement les noyaux j'ai employé aussi le mélange de Biondi-Ehrlich-Heidenhain et en outre un mélange de vert de méthyle et d'éosine.

A cause de l'enveloppe chitineuse des objets, je me suis servi d'une paraffine très dure, ayant son point de fusion à 60° C.

Les coupes avaient une épaisseur de 6 μ. Une épaisseur de 8 μ semblait déjà trop grande pour bien distinguer les détails cytologiques.

Après un examen superficiel des coupes je fus obligé de constater, que les sections transversales ne se prêtaient pas bien â l'étude histologique. Elle étaient non seulement souvent déchirées, mais une reconstruction du contenu d'un poil me semblait bien plus facile au moyen de sections longitudinales. Il était donc indiqué de couper les papilles transversalement. Cela faisant, les chances de tomber sur un poil exactement dans une position longitudinale sont assez petites, ce que tout le monde comprendra aisément en regardant la fig. 1, où chacun peut constater combien les poils sur une papille vont dans toutes les directions. Pour

---

1) Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. CV, Heft 4, S. 501.

obtenir un certain nombre de belles coupes longitudinales seriées, il fallait donc faire de nombreuses sections et faire un choix parmi les mieux réussies.

Anatomie.

Le long du dos de la larve de *Parasa lepida* passent en relief quatre bandes, qui portent quatre différentes sortes de poils urticants, dont les formes illustrées par fig. 1*a* et *b* sont les plus fréquemment réalisées. Outre les poils, situés sur ces parties saillantes, les larves de *Parasa lepida* possèdent encore deux autres formes de poils urticants, qui se trouvent sur des petites tâches noires en arrière et en avant du corps. En tout j'ai donc constaté six différents types de poils urticants, que je veux décrire successivement.

1. *Poils en formes de pointes.*

Ces poils fins, terminés en pointes (fig. 1*b* et fig. 8) sont de tous les poils urticants les plus nombreux. Leur pointe est le plus souvent colorée en brun foncé. Quelquefois cette couleur s'étend jusqu'au milieu du poil.

La chitine de la peau de l'animal continue sur les poils et forme l'enveloppe (fig. 8 *ch*) de ceux-ci. La base du poil est un peu rétrécie (fig. 8 *x*) et à cet endroit se trouve la chitine amincie, ce qui constitue une sorte d'articulation, qui permet aux poils des mouvements dans toutes les directions.

La pointe du poil n'est pas formée par une continuation régulière jusqu'au bout de l'enveloppe chitineuse, mais par une pointe particulière (fig. 4 et fig. 8), dont la jointure à la partie basale du poil est assez intéressante. Elle est representée par la fig. 4. Nous constatons, que l'enveloppe chitineuse du poil forme un peu au-dessous de l'extrémité une petite saillie (fig. 4 *x*) vers l'intérieur, sur laquelle vient s'appuyer la base de la pointe rétrécie à cet endroit. La partie terminale du poil s'adapte étroitement à ce rétrécissement. On comprendra, qu'une telle construction ne permet pas, que la pointe soit poussée plus loin dans l'intérieur

du poil. J'ai pu constater en outre, que la dernière se casse plutôt, qu'elle se détache.

La longueur de ces poils est variable et va de 0,29 à 1,65 mm. Leur diamètre mesure à l'endroit de l'insertion de la pointe 0,025 à 0,04 mm. La longueur de la pointe varie aussi passablement et se trouve entre 0,08 et 0,18 mm.

La cavité du poil se prolonge assez profondément dans la peau chitineuse de l'animal et prend alors plus ou moins la forme d'une poire (fig. 8). L'épaisseur de la chitine sur la papille pilifère est particulièrement considérable. Elle mesure 0,37 mm, ailleurs seulement 0,08 mm.

L'enveloppe chitineuse du poil est tapissée d'une seule couche de cellules épithéliales (fig. 8, *ep*). Cet épithélium présente dans la partie enfoncée du poil une plus grande épaisseur et se trouve relié à l'épiderme (fig. 8, *epd*) par des cellules, qui constituent un filament serpentiforme. Les noyaux y sont nombreux, serrés, de forme plus ou moins sphériques. Ils sont situés dans les crénelures de l'épithélium. Ce dernier s'aplatit vers la pointe du poil de plus en plus et en fin de compte il ne forme plus qu'une fine membrane, qui vient s'attacher au petit anneau saillant sur lequel s'appuie la pointe, dont il a été question plus haut. Il va sans dire, que les noyaux subissent aussi un aplatissement là où l'épithélium s'amincit, mais seulement dans le sens radial, non dans le sens tangential, de sorte que, vus de face, ils présentent une forme ronde ou ovale.

Toutefois la fig. 8 illustre le cas, où l'épithélium ne continue pas jusqu'à la base de la pointe du poil, mais forme à peu près au milieu un pli, c'est à dire ce n'est pas un pli proprement dit (fig. 8, *p*). La partie inférieure s'enfonce simplement dans la partie supérieure et la jointure entre les deux parties se fait à peu près à la hauteur de l'extrémité de la partie inférieure, de sorte qu'il se forme entre les deux parties une diverticule très étroite, qui s'ouvre vers en bas.

La cavité de la partie inférieure de l'épithélium est rempli de protoplasme, se colorant d'une manière intense. Dans cette masse

protoplasmique on voit un certain nombre de corps nucléiques alongés et souvent ramifiés. Du premier abord je ne savais pas identifier ces corps, mais en employant des couleurs recommandées plus spécialement pour la coloration du nucléoplasme, j'ai pu constater, que j'avais en effet à faire avec des noyaux. D'ailleurs l'examen des poils en forme de cônes, dont il sera question tout à l'heure, a montré, que ces masses nucléoplasmiques font partie d'un seul et même corps et ne sont donc pas autre chose que des sections d'un grand noyau très ramifié. En ce qui concerne les poils coniques (bien plus grands) j'ai pu étudier les formes bizarres de ces noyaux dans de meilleures conditions et ce que j'ai vu là m'a fait reprendre l'étude des poils plus petits en formes de pointes et alors j'ai pu constater une liaison entre les différentes sections alongées verticalement. *Il faut donc considérer la masse plasmique, renfermée dans la partie inférieure de l'épithélium, comme une seule cellule possédant un grand noyau ramifié.*

Les ramifications se dirigent toutes dans le sens longitudinal du poil (fig. 8). La grande cellule est sans doute l'organe, qui produit le liquide urticant. Ce dernier est excrété dans la cavité supérieure du poil. Qu'il en est ainsi, cela ressort avec certitude de l'étude des autres formes de poils urticants, comme nous le verrons plus loin.

On ne peut constater le liquide urticant dans les sections, car il a été dissous dans le fixateur, mais le plus léger contact avec les poils de *Parasa lepida* suffit pour se convaincre de la présence du liquide urticant. Il est probablement constitué par un acide, mais je ne l'ai pas étudié.

On peut se poser la question, comment le liquide urticant entre à l'attouchement des poils dans notre peau et quelle explication on peut donner de la construction particulière de la pointe du poil? En cherchant une réponse à cette question, il se présente à l'esprit une comparaison avec les poils urticants connus de l'ortie, *Urticaria dioica.* On sait, que ces poils ont une extrémité renflée et qu'au dessous de celle-ci la membrane silicifiée est un peu plus mince. A l'attouchement la terminaison arrondie du poil

se détache obliquement à l'endroit, où la membrane est moins épaisse et le poil est muni de cette façon d'une pointe résistante, qui entre dans la peau en y introduisant le liquide urticant par le canal situé dans la pointe.

Quelque chose d'analogue a lieu pour les poils de *Parasa lepida*. La pointe est constituée par de la chitine plus fragile que le reste du poil. Ainsi se forme une ouverture, par lequel le liquide urticant peut sortir.

Comme je l'ai déjà remarqué plus haut, je n'ai jamais vu ce détacher la pointe du poil en entier. Elle est solidement reliée au reste du poil et nous avons seulement une casse de la pointe. Pourtant elle ne se brise pas très facilement; il faut un contact brutal avec un objet dur. Ce fait m'a amené à chercher une autre explication pour l'éjaculation du liquide urticant, qui se fait au moindre attouchement. Je soupçonnais une ouverture dans la pointe et en effet je l'ai trouvée en étudiant un nombre considérable de sections à l'aide d'une immersion (fig. 6). L'ouverture dans l'enveloppe chitineuse est si fine, qu'il est impossible de la constater toujours. C'est surtout le cas pour les poils, dont la pointe est trop foncée. Nous pouvons conclure, que la pointe entre à l'attouchement dans la peau et que la sécrétion de la cellule glandulaire sort par la petite ouverture à l'extrémité de la pointe.

2. *Poils flagelliformes.*

Les poils flagelliformes sont après les poils en forme de pointe les plus nombreux sur les papilles cutanées (fig. 1 *a*). Ils possèdent (fig. 2) une partie basale plus large et une partie terminale très longue et mince. Voilà pourquoi je leur ai donné le nom de poils flagelliformes.

Ils possèdent des longueurs très variables, c'est à dire entre 0,46 et 1,50 mm. Pour le fouet lui-même on trouve des longueurs, qui vont de 0,46 à 0,76 mm.

La partie basale et le fouet sont formés chacun par des pièces chitineuses particulières. La partie basale a souvent une forme de bouteille (fig. 2), mais quelquefois elle est si réduite, que le fouet a l'air de sortir directement de la peau.

La jointure du fouet à la partie basale est illustrée par fig. 3. Contrairement à ce que nous avons constaté pour les poils en forme de pointe, les deux parties ne sont pas soudées ensemble. Le contact est réalisé d'une autre manière. L'extrémitê de l'enveloppe chitineuse subit deux courbures en dedans: une première vers en bas et puis une plus petite terminale horizontale, de sorte que la base du fouet, un peu renflée, reste renfermée solidement entre les deux parties, celle qui descend obliquement et l'autre se dirigeant horizontalement vers l'intérieur de la cavité. De cette manière le fouet ne peut sortir de la partie basale du poil et de l'autre côté il ne peut non plus être poussé dans le poil, grâce au petit bras horizontal de l'extrémité chitineuse de la partie basale.

Je croyais en outre remarquer une fine membrane chitineuse, passant de l'extrémité de la partie basale sur la base renflée du fouet. Toutefois je ne le puis affirmer avec certitude.

On comprendra aisément, que la construction de cette jointure permet au fouet une assez grande mobilité.

La structure histologique des poils flagelliformes ne diffère pas de celle des poils en forme de pointe. L'épithélium s'attache ici au petit bras horizontal de l'extrémité chitineuse, courbée en dedans.

Le sommet du fouet ne possède pas d'ouverture, mais se casse assez facilement à l'attouchement. Elle entre alors dans la peau et y déverse un peu de liquide urticant.

3. *Poils en forme de bouteille et poils coniques.*

Ces deux types de poils sont illustrés par les figures 5, 10 et 12. Puisque leur différence se montre plus dans la forme que dans la structure, je peux les décrire ensemble.

Les poils en forme de bouteille sont très élargis vers la base. (fig. 5). La partie terminale est soudée de la même façon à la partie basale, comme nous l'avons constaté pour les poils en forme de pointe. La chitine du sommet est colorée en brun et à l'extrémité se trouve une ouverture assez grande (fig. 5) et bien dessinée. Quelquefois on voit dans le canal de la partie terminale immédiatement au-dessous de l'ouverture de petits poils dirigés vers l'intérieur de la pointe, ce qui est aussi le cas pour les poils

coniques (fig. 11). La partie terminale de ces derniers est constituée également d'une pièce particulière, qui toutefois n'a pas la forme d'une pointe (fig. 10 et 11). La façon, dont elle est reliée à la partie basale, est illustrée par la fig. 11. Nous y voyons, que l'extrémité de la partie basale forme vers l'intérieur du poil une assez forte saillie (fig. 11, *x*) et la calotte terminale est soudée à cette corniche. La jointure ne doit pas être très solide, car dans mes préparations il y avait nombre de poils sans calotte. La plupart des poils coniques possèdent au milieu de la calotte une plus ou moins grande ouverture (fig. 11) et le canal, qui conduit vers l'intérieur, est garni de petits poils chitineux dirigés dans un sens opposé à l'ouverture.

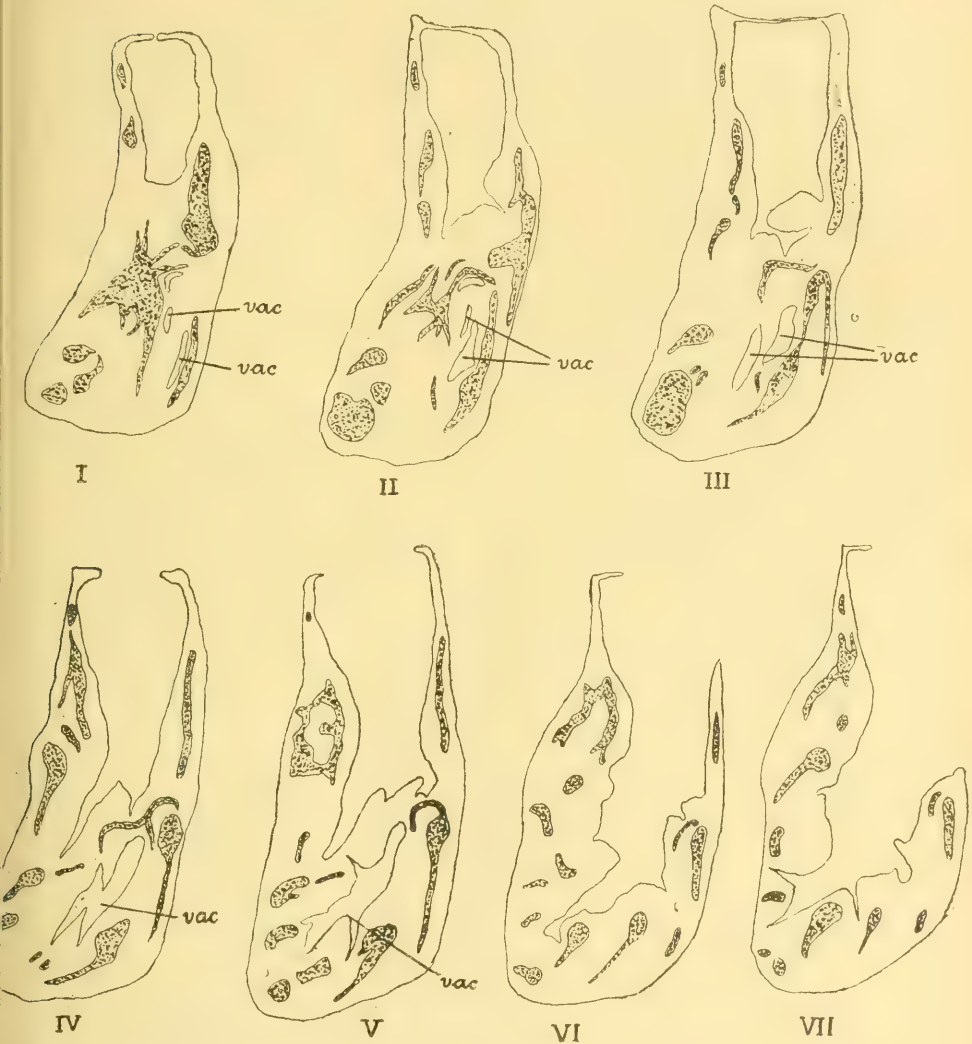
Il y a des poils coniques sans ouverture et le liquide urticant ne peut sortir que dans le cas, où la calotte se détache du poil, ce qui arrive d'ailleurs assez fréquemment.

La longueur des poils en forme de bouteille varie de 0,65 à 0,95 mm. et celle des poils coniques de 0,43 à 0,95 mm. Le diamètre mesure au milieu des poils environ 0,16 à 0,27 mm.

Examinons maintenant la structure histologique de ces deux types de poils avec l'aide de coupes longitudinales d'un poil conique, comme la fig. 12 en représente un. La section figurée par ce dessin n'est pas longitudinale radiale, mais un peu tangentielle.

De même que chez les poils en forme de pointe nous trouvons aussi ici l'intérieur de la chitine tapissée d'un épithélium (fig. 12, *ep*) et la cavité du poil se prolonge également vers en bas jusque dans l'enveloppe chitineuse de la peau (fig. 12, *ch*). L'épithélium constitue une mince couche, dont les cellules et les noyaux sont très aplatis. En haut il s'attache à la saillie, sur laquelle s'appuie la calotte et en bas il est relié à l'épiderme (fig. 12, *epd*) par un écheveau de cellules épithéliales beaucoup plus considérable que celui, que nous avons vu chez les poils en forme de pointe. A une certaine hauteur l'épithélium (fig. 12, *ep*) forme un pli, qui n'a pas toujours la forme de celui rendu par la fig. 12 *p*, où est représenté un pli constitué par un épithélium épais. Souvent on

ne voit de ce pli qu'une bande circulaire faisant saillie dans la cavité du poil. Cette dernière est remplie dans la partie basale du poil par un protoplasme homogène, dans lequel se trouvent des corps nucléiques (fig. 12, *n*) d'une forme singulière. Une couche



protoplasmique va en diminuant le long de l'épithélium jusqu'après le pli de celui-ci.

Il a été dit plus haut, qu'un examen consciencieux des coupes

sériées, colorées plus particulièrement en vue d'une différentiation du nucléoplasme, justifie la conclusion, que la cavité basale du poil est formée par une seule cellule, qui possède un seul noyau d'une forme bizarre.

La figure intercalée dans le texte (p. 103), dessinée à l'aide d'une chambre claire, illustre 7 sections, faites successivement dans une de ces cellules. Il en ressort, que tous les corps nucléiques sont en relation les uns avec les autres et constituent par conséquent un seul et unique noyau, formé par une substance chromatique à fines granulations.

Pour être exact je dois ajouter, que les ramifications ne sont pas toujours si nettement séparées du protoplasme, comme c'est indiqué dans la figure 12 et la figure intercalée dans le texte. Quelquefois elles passent peu à peu de l'état nucléique à l'état protoplasmique, ce qui est sans doute en relation avec leur fonction de fabriquer le liquide urticant, avec lequel est rempli la cavité supérieure du poil.

Les vacuoles (*vac*), que l'on voit fréquemment à côté du noyau, sont certainement en rapport avec le rôle sécréteur du dernier. Quand ou examine ces vacuoles à l'aide de sections sériées, on constate qu'elles deviennent de plus en plus grandes et conduisent dans la cavité centrale du poil. Ainsi nous pouvons considérer la cellule sécrétrice comme ayant une forme de coupe, dont l'intérieur se ramifie dans la paroi plasmatique.

Si je ne me trompe, on n'a pas observé jusqu'à présent en ce qui concerne l'histologie des animaux en général et l'anatomie des insectes en particulier, des formes de cellules et des noyaux, comme ils sont réalisés dans les poils urticants de *Parasa lepida*. Les noyaux ramifiés, que MAZIARSKI a constatés dans les tubes hépato-pancréatiques de certains Isopodes marins (*Cymothoa*), ne présentent pas les formes bizarres décrites dans le présent travail.

Il va sans dire, que les poils coniques ne peuvent s'enfoncer dans la peau, ce qui est peut-être encore possible pour les poils en forme de bouteille. Quel peut être la fonction des poils coniques?

Je m'explique l'éjaculation du liquide urticant à la suite d'une

pression exercée par l'objet ou l'organisme, qui se met en contact avec le poil.

4. *Poils ramifiés.*

Les poils ramifiés sont généralement colorés en noir et représentés par deux formes (fig. 7 et 9). La première (fig. 7) comprend des poils courts et épais, munis d'assez longues mais fines épines et terminés par une longue pointe. Ils sont reliés à la peau par une sorte de col. Je n'ai pas pu vérifier, si ces poils possèdent encore de liquide urticant. Par contre j'ai observé, qu'ils se détachent facilement de la peau à cause d'une grande fragilité du col. Ils ont une longueur de 0,14 mm. et un diamètre de 0,027 mm.

La seconde sorte de poils noirs et ramifiés (fig. 9) a une longueur de 0,5 mm. Les poils de cette catégorie sont longs et minces, possédant des épines qui diminuent de longueur de la base vers le sommet et dont la pointe se tourne vers en bas. Immédiatement au dessus du col il y en a trois ou quatre épines, qui se distinguent plus particulièrement par leur grandeur.

J'ai fait dans ces poils un grand nombre de sections longitudinales et plus spécialement dans l'organe urticant enfoncé dans la peau.

A l'aide de la fig. 13 nous pouvons constater premièrement ce qui a été dit plus haut, à savoir que le poil s'attache à la peau par un col. A l'endroit, où la couche chitineuse noire du poil passe dans la chitine non colorée, cette dernière est réduite un peu en épaisseur et voilà pourquoi le poil se détache à cette place sans difficulté de l'animal. Il est facile de s'en convaincre en passant avec une aiguille sur la tache noire de la peau, où ces poils se trouvent fixés.

Contrairement à ce que nous avons vu chez les autres poils urticants, l'organe, qui produit ici le liquide urticant, se trouve enfoncé dans la peau (fig. 13).

En ce qui concerne la structure de ces poils, il n'y a rien de particulier à ajouter. Elle est la même que celle des poils coniques et des autres. La paroi intérieure du poil, ou mieux la couche extérieure de l'organe urticant est formée d'un épithélium

très aplati (fig. 13, *ep*), dans lequel se trouvent de longs et minces noyaux. A l'endroit, où les noyaux sont situés, l'épithélium est un peu plus volumineux.

Je ne sais pas, si l'épithélium va continûment, ne fusse que par une membrane sans noyaux, vers en haut jusqu'à la base de l'extrémité pointue. Il est impossible de fabriquer de bonnes sections longitudinales d'un poil, qui n'a que 0,027 mm. d'épaisseur. Toutefois j'avais la chance de trouver dans mes préparations quelques poils, qui avaient été coupés longitudinalement. Dans ces sections je pouvais découvrir à peu près au milieu du poil des noyaux aplatis contre la paroi et ce fait parle en faveur d'une continuation de l'épithélium le long de l'enveloppe chitineuse jusqu'au sommet du poil.

A la base du poil l'épithélium est en relation avec l'épiderme (fig. 13) par un filament très mince et sans structure, qui échappe pour beaucoup de poils à l'observation. Mais les quelques cas, où l'épithélium est relié à l'épiderme, montrent assez clairement l'origine épidermique du premier.

L'organe glandulaire est constitué par une seule cellule, ayant une forme de coupe bien prononcée. Son protoplasme est homogène et se colore très intensivement (fig. 13). Le noyau, de forme ovale, se trouve au milieu de la cellule. La cavité du poil est remplie du liquide fabriqué par la cellule sécrétrice.

Comment est ce que le liquide urticant va sortir ici du poil? La cavité du poil se prolonge dans la pointe sous forme d'un canal très mince, ce que j'ai relevé déjà à propos des poils en forme de pointe (fig. 6). Il suffit donc, que la pointe entre dans la peau pour constater immédiatement l'influence du liquide contenu dans le poil.

Il y a encore autre chose. Avec un fort grossissement on remarque, que l'extrémité foncée du poil est séparée nettement de la base, qui n'est pas colorée, et on peut supposer, qu'à cet endroit la fragilité de la chitine se trouve augmentée. Ce n'est qu'une supposition et je ne puis dire, si l'extrémité ce casse à cet endroit plus facilement qu'ailleurs.

Si le poil entre dans la peau, il occasionne déjà à cause de ses crochets une démangeaison et s'il y déverse le liquide urticant, il s'ajoute à ce sentiment désagréable celui d'une brûlure.

Considérations générales.

Les poils de *Thaumetopoea* ont été examinés plusieurs fois, ce qui n'empêche pas, que nous ne savons pas à l'heure qu'il est, si nous avons à faire à des poils glandulaires.

WILL pense, que le liquide urticant des poils soit de l'acide formique. GOOSSENS par contre y voit de la cantharidine et VON SIEBOLD enfin ne croit pas à une action toxique des poils, mais seulement à une action mécanique. FABRE prétend, que l'irritation produite par les poils des chenilles processionnaires est dû plutôt à une réaction chimique qu'à une influence mécanique. Selon cet auteur il se dépose dans les nids de ces chenilles des cristallisations, provenant d'urine, qui s'attachent aux poils. Ces excréments contiennent une substance soluble dans l'éther, qui irrite la peau humaine. KELLER, BEILLE et d'autres par contre ont décrit des glandes toxiques dans la peau des chenilles processionnaires. D'après eux ces glandes uni- ou pluricellulaires se trouvent à la base de la cavité des poils urticants et excrètent dans celle-ci une substance urticante. Il serait désirable, que l'on reprenne encore une fois sérieusement cette question.

Chez *Parasa lepida* nous sommes sans doute en présence de poils, qui sécrètent non seulement un liquide urticant, mais qui ont en outre une structure assez compliquée, dont je voudrais encore relever quelques particularités.

En comparant les figures 8, 12 et 13 nous voyons, que la cellule sécrétrice possède dans les poils ramifiés (fig. 13) la forme la plus simple, c. à. d. la cellule est en forme de coupe et possède un noyau, qui n'est pas encore ramifié. Dans les poils coniques (fig. 12) la forme en coupe est encore plus ou moins réalisée, mais la cavité centrale pousse des bras dans le cytoplasme et le noyau est bizarrement ramifié. Les poils en forme de pointe présentent encore une plus grande différenciation de la cellule glan-

dulaire (fig. 8). Elle est plus étroite, elle n'a plus la forme de coupe, la cavité centrale a disparu et le noyau possède de longues ramifications se dirigeant plus ou moins parallellement du côté de la partie, qui sécrète le liquide. Quelquefois on voit apparaître entre les ramifications des vacuoles étroites et allongées, qui sont en communication avec la cavité de la glande.

En ce qui concerne la relation de l'épithélium du poil avec l'épiderme de la peau, il y a aussi des passages. Nous en rencontrons le plus parfait contact chez les poils coniques, où il est réalisé par un écheveau épais (fig. 12). Dans les poils en forme de pointe il est devenu mince, se composant toutefois encore d'un filament de cellules (fig. 8). Dans les poils les moins différenciés c. à. d. les poils ramifiés nous voyons, que le filament épidermique est le plus réduit et souvent à peine visible (fig. 13).

J'ai remarqué plusieurs fois, que les ramifications du noyau sont à leur extrémité un peu renflées et pauvres en chromatine, ce qui est probablement en rapport avec leur fonction sécrétrice. D'un autre côté les ramifications nucléaires des poils coniques (fig. 12) et des poils en forme de pointe (fig. 8) ne sont souvent pas séparées nettement du cytoplasme, mais passent graduellement dans celui ci. Ce fait aussi doit être en relation avec la préparation du liquide urticant.

Pour terminer je voudrais encore mentionner brièvement, ce que j'ai observé sur la formation des poils urticants d'une chenille, qui était sur le point de renouveler la peau.

La fig. 14 représente une section longitudinale-tangentiale d'un poil conique. Nous voyons, que l'épiderme (fig. 14 *epd*) se prolonge tout droit dans l'épithélium (fig. 14, *ep*) du poil. Les deux, l'épiderme et l'épithélium, sont entourés d'une mince couche de chitine complètement transparente, qui n'est pas indiquée sur la figure. La glande urticante n'est pas encore enfoncée dans la chitine; de plus il n'est pas encore question d'un faisceau reliant l'épiderme avec l'épithélium du poil.

A l'intérieur la cellule sécrétrice est formée ainsi que son noyau ramifié, tandis que la cavité pour le liquide urticant n'est

pas encore ébauchée. La cellule glandulaire en forme de poire est au contraire partout en relation avec l'épithélium, qui vient à sa rencontre en envoyant des filaments plasmiques. Ces derniers passent petit à petit dans le plasma de la cellule sécrétrice, dont le développement paraît se poursuivre aux dépens de l'épithélium. Cette conclusion est permise, car l'épithélium est au commencement bien développé jusqu'au sommet du poil et finalement il est réduit à une fine couche cellulaire ou une membrane.

Dans la figure 15, représentant une section transversale oblique d'un jeune poil en forme de pointe, nous voyons les mêmes communications plasmiques entre l'épithélium et la cellule sécrétrice.

Des sections longitudinales dans des poils de la même sorte, fixés immédiatement avant le renouvellement de la peau, montrent, que la cellule sécrétrice remplit avec son plasma la cavité entière du poil, qui est limitée par l'épithélium. Au fur et à mesure que le poil devient plus agé, le liquide urticant augmente et remplit la partie supérieure de la cavité du poil, tandis que le protoplasme se retire vers la base de la cellule et les filaments plasmiques, qui le relient avec l'épithélium, disparaissent.

Je ne peux rien indiquer sur l'origine de la cellule glandulaire, car le stade observé était trop avancé pour étudier cette question. Il n'est pas invraisemblable, que la cellule sécrétrice prend naissance dans l'épiderme ainsi que l'épithélium. Ce qui parle en faveur de cet énoncé, c'est qu'à l'état jeune la cellule sécrétrice est en communication avec l'épithélium et l'épiderme par des filaments protoplasmiques.

Septembre 1915.

LITTÉRATURE.

1. L. Beille. Étude anatomique de l'appareil urticant des chenilles processionnaires du Pin maritime (*Cnethocampe pityocampa*). *C. R. Soc. Biol.* Sér. 10. 3e Suppl. 1896.
2. H. J. Fabre. Un virus des insectes. *Ann. des Sc. nat.* T. 6. 1898.
3. M. Goossens. Des chenilles urticantes. *Ann. Soc. Ent. France.* 6e Sér. T. 1. 1881.
4. M. Goossens. Des chenilles vésicantes. *Ann. Soc. Ent. France.* 6e Sér. T. 7. 1886.
5. C. Keller. Die brennenden Eigenschaften der Processionsraupen. *Cosmos.* Bd. 13. 1883.
6. S. Maziarski. Contribution à l'étude de la relation du noyau avec le protoplasme cellulaire. *Bull. de l'Acad. Sc. de Cracovie.* p. 345. 1904.
7. F. Will. Ueber die Prozessionsraupe und die Ursache ihrer schädlichen Einwirkung auf die Haut. *Bull. Acad.* München. 1849.



Fig. 1

Fig. 2

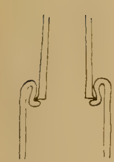

Fig. 3

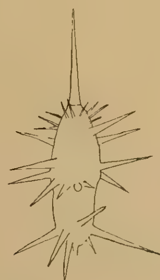


Fig. 4


Fig 5



Fig. 6


Fig. 7

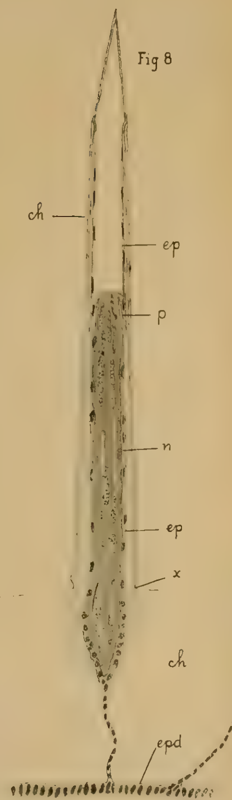


Fig 8

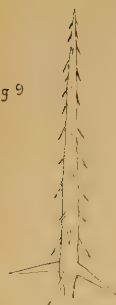

Fig 9


Fig 10



Fig 11

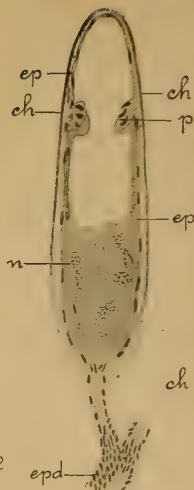


Fig 12

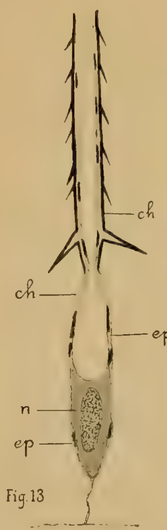


Fig. 13

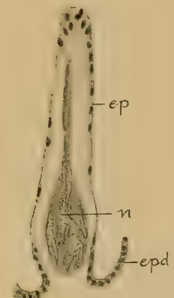


Fig 14

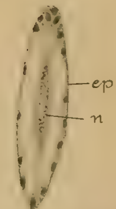


Fig. 15

Keuchenius del.

EXPLICATION DE LA PLANCHE V.

Abréviations générales.

ch — chitine.
ep — épithélium.
epd — épiderme.
n — noyau.

Fig. 1. Papille cutanée avec des poils flagelliformes (*a*) et des poils en forme de pointe (*b*).
Fig. 2 Poil en forme de fouet.
Fig. 3. Schéma d'une jointure entre le fouet et la base d'un poil flagelliforme.
Fig. 4. Schéma d'une jointure entre la pointe et la base d'un poil en forme de pointe. *x* — enveloppe chitineuse, qui fait saillie dans la cavité du poil.
Fig. 5. Poil en forme de bouteille.
Fig. 6. L'extrémité d'un poil en forme de pointe avec un canal excréteur (*c*) très étroit.
Fig. 7. Poil ramifié.
Fig. 8. Section longitudinale d'un poil en forme de pointe.
p — pli de l'épithélium.
x — base rétrécie du poil avec chitine amincie.
Fig. 9. Poil ramifié.
Fig. 10. Poil conique.
Fig. 11. Schéma de l'extrémité d'un poil conique.
Fig. 12. Section longitudinale-tangentiale d'un poil conique.
p — pli de l'épithélium.
Fig. 13. Section longitudinale d'un poil ramifié.
Fig. 14. Section longitudinale d'un poil conique jeune.
Fig. 15. Section transversale d'un jeune poil en forme de pointe.

IN MEMORIAM

G. C. J. VOSMAER

Zware verliezen troffen in de drie laatste jaren onze Dierkundige Vereeniging. Terwijl ons het verlies van onze mede-leden HUBRECHT, HOEK en JENTINK nog zoo versch in het geheugen lag, bereikte ons de treurmare, dat onze Onder-Voorzitter, VOSMAER, overleden was. Wel wisten wij, dat altijd zijne zwakke gezondheid hem en ons als een zwaard van Damocles boven het hoofd hing, maar wij waren daar zoo aan gewoon geraakt, dat het bericht van zijn overlijden ons toch verraste.

Mijne herinneringen aan VOSMAER gaan terug tot onzen studententijd, toen wij in het Laboratorium van HOFFMANN te Leiden werkten, in een tijd toen de Biologen nog tot de zeldzaamheden behoorden. Na het Gymnasium te 's Gravenhage te hebben afgeloopen, was hij te Leiden komen studeeren. Hij bleef evenwel daar niet tot het einde van zijn studietijd, maar vertrok reeds vóór zijn Promotie naar Graz, waar hij bij FRANZ EILHARD SCHULTZE begon met zijn onderzoekingen over Sponsen, een onderwerp, dat hij gedurende zijn geheele verdere leven met bijzondere voorliefde trouw bleef. Zijn dissertatie, waarop hij in 1880 zijn doctorstitel verwierf, was dan ook onder SCHULTZE's leiding tot stand gekomen en handelde over: „Aanteekeningen over Leucandra aspera". Niet lang daarna vertrok VOSMAER in 1882 naar Napels, waar hij onder ANTON DOHRN assistent werd aan het Zoölogisch Station aldaar. Hij bleef daar tot 1889 en die jaren zijn voor hem altijd onvergetelijk gebleven. Zoowel de geheele Italiaansche omgeving met al haar kunstschatten, als het zachte klimaat waren voor hem een groote aantrekking. In dien

tijd werkte hij reeds onafgebroken aan zijn onderzoekingen over Poriferen en publiceerde hij behalve verschillende kortere verhandelingen, waaronder de bewerking der Sponsen, door de Expedities van de „Willem Barents" in de Poolzee verzameld, de algemeen bekende bewerking der „Spongieñ" in Bronn's Klassen und Ordnungen.

In 1889 keerde hij naar Holland terug en werd te Utrecht assistent bij Hubrecht, waar hij nog in hetzelfde jaar tot Privaatdocent en later in 1895 tot Lector in de Dierkunde benoemd werd. Van Napels weggaande had hij voor de „Fauna und Flora des Golfes von Neapel" de bewerking op zich genomen van de Sponsen. In al de volgende jaren heeft hij daaraan voortgewerkt, al is het ook dikwijls met langere tusschenpoozen. Zoo was eindelijk zijn manuscript zoo goed als gereed gekomen, maar hij heeft helaas het resultaat van al die jaren arbeid niet meer zelf tot de openbaarmaking kunnen brengen. Bovendien had hij ook de bewerking van het zoo omvangrijke sponsen-materiaal, door de Siboga-Expeditie bijeengebracht, op zich genomen. Ook dit belangrijke werk heeft Vosmaer niet kunnen beeindigen, daar nog slechts twee Afleveringen: „The genus Placospongia" en „The genus Spirastrella" tot publicatie kwamen.

Na het overlijden van prof. C. K. Hoffmann, werd in 1904 Vosmaer tot diens opvolger te Leiden benoemd. Had reeds te Utrecht het onderwijs in de Dierkunde veel aan hem te danken, vooral door zijn bekende Handleiding bij den praktischen cursus, in Leiden kwam zijn belangstelling voor het Universitair onderwijs meer op den voorgrond en als gevolg daarvan kwam dan ook zijn „Leerboek der Grondbeginselen der Dierkunde" tot stand. Bovendien was Vosmaer, na Hubrecht, gedurende verscheidene jaren belast met het afnemen der Middelbare examens voor Plant-, Dier-, Aard- en Delfstofkunde. Zijn tactvol en humaan optreden bij die examens zal bij velen, die bij hem examen deden, zeker in aangename herinnering blijven.

Vosmaer behoorde in onze Dierkundige Vereeniging tot de oudste leden. Reeds in 1876 trad hij als lid toe, maar door zijn vertrek eerst naar Graz en toen naar Napels was in dien tijd de band een tamelijk losse, hoewel toch enkele verhandelingen van zijn hand in ons Tijdschrift verschenen. Later in Holland teruggekeerd was hij een trouwe bezoeker onzer vergaderingen en

sedert hij in de laatste jaren als haar onder-voorzitter gekozen werd, waren wij eenige malen zijn gasten in het Leidsch Laboratorium. Het was op zijn initiatief, dat de wetenschappelijke vergaderingen niet meer geregeld alleen te Amsterdam gehouden worden, maar wij ook te Leiden en Utrecht samen komen.

Alles wat VOSMAER deed, kenmerkt zich door groote nauwgezetheid, vooral daar, waar het zijn eigen onderzoekingen betreft. Het is daaraan dan ook te wijten, dat zijn werk hem veel tijd en inspanning kostte, en dikwijls slechts langzaam vooruit kwam, waar zijn zwakke gezondheid dan veelal nog als remmende kracht bij kwam. Allen, die nader met hem in aanraking kwamen, weten hoezeer de kunst hem levensbehoefte was, wat zeker niet te verwonderen is, bij den zoon van den bekenden CAREL VOSMAER. Zeer toeschietelijk was VOSMAER niet en hij maakte voor hen, die hem weinig kenden, den indruk van stug en terughoudend. Hij plaatste zich dan ook niet gaarne op den voorgrond, maar nam hij eenmaal iets op zich, dan gaf hij er zich alle moeite voor. Zoo was het in den laatsten tijd, dat bij de stichting van het Hubrechtfonds VOSMAER tot voorzitter gekozen werd, eerst van het tijdelijk Comité, later van de Embryologische Commissie uit de Afdeeling voor Wis- en Natuurkunde der Kon. Akademie van Wetenschappen, en wij weten, hoezeer hij zich inspande om dit Hubrechtfonds tot stand te doen komen. Helaas heeft hij de vruchten van zijn toewijding, juist nu dit Embryologisch Instituut haar eigenlijke werkzaamheid zal beginnen, niet meer mogen beleven.

Zoo is er dan nog veel, dat VOSMAER zelf zoo zeer gewenscht had tot een goed einde te brengen. Het heeft niet zoo mogen zijn en is hij te midden van zijn werk heengegaan. Moge er onder de jongere vakgenooten gevonden worden, die met dezelfde toewijding, groote betrouwbaarheid en helderen, scherpen blik de door hem reeds zoover gebrachte arbeid kunnen overnemen. Zijn volharding onder moeilijke omstandigheden moge hun tot voorbeeld zijn.

C. PH. SLUITER.

LES MOTIFS PRIMITIFS DU DESSIN DES AILES DES LÉPIDOPTÈRES ET LEUR ORIGINE PHYLÉTIQUE

PAR

J. BOTKE.

(Avec Planche VI—IX et 12 figures dans le texte).

CHAPITRE I.

INTRODUCTION.

A. Historique.

Si l'on veut découvrir l'évolution phylogénétique d'une certaine espèce, d'un certain groupe d'animaux ou d'un organe donné, il faut se mettre au courant de tout ce que l'étude de l'ontogenèse de cette espèce, de ce groupe ou de cet organe a mis au jour; il faut avoir devant les yeux les faits morphologiques qui sont connus à l'égard de ce sujet; les aberrations individuelles et les anomalies, parce que celles-ci sont très souvent d'une nature atavique, mais il faut aussi tenir compte de tout ce qu'il nous est resté de leurs représentants éteints dans les fossiles.

Enfin les expériences peuvent être de grande valeur.

1. *Les recherches ontogénétiques.*

Pour la connaissance de la phylogenèse du dessin des ailes, l'ontogenèse semble n'avoir aucune importance. Nous disons „semble", car, quoique ce que Dixey (14) a dit en 1890 ne soit pas tout à fait inexact:

„It must not be forgotten that the investigation is deprived of the assistance, usually afforded to similar enquiries from the side of embryology, for the characters in question spring as it were

at once into perfect being at a definite stage in the life of the individuae; they have, so to speak, no growth, no embryology", cette „assistance" n'est pas entièrement absente et elle a rendu en réalité d'importants services aux investigations phylogénétiques.

Mais les ailes des insectes holométaboliques n'apparaissent pas si subitement que Dixey se l'imagine, la chrysalide aussi les possède déjà et Van Bemmelen (1 et 2) a démontré que le dessin des ailes imaginales parcourt bien avant l'éclosion du papillon un développement et montre des stades dont la connaissance importe beaucoup à l'histoire phylétique.

En ouvrant la peau de la chrysalide à des époques différentes entre la formation de la chrysalide et l'éclosion du papillon, il vit paraître sur les ailes de *Pyrameis cardui* et de *Vanessa urticae* quelques jours après la transformation de la chenille en chrysalide, aussitôt que le développement des écailles avait commencé, un dessin, différant beaucoup de celui de l'insecte adulte, mais montrant néanmoins quelques points de rapport.

Quant à *Pyrameis cardui*, quatre jours après la formation de la chrysalide, la couleur de fond des ailes antérieures était d'un jaune-brun clair et celle des ailes postérieures d'un brun un peu plus foncé ; en même temps les dernières étaient plus translucides que les premières.

Dans les cellules Ic, II, III, IV, V, VI et VII + VIII des ailes antérieures, il y avait des taches plus claires, qui étaient cernées du côté de la partie basilaire de l'aile par des taches plus foncées en forme de faucille. L'endroit où la nervure de la cellule médiane devait se développer, par conséquent la partie latérale de la cellule médiane, était aussi plus clair que l'autre partie de l'aile.

Or ce dessin ne se modifie pendant le développement ultérieur que d'une façon très lente, et très légèrement. La couleur de fond s'assombrit d'abord, d'une façon continue, ensuite elle s'éclaircit. Les taches dans les cellules marginales s'éclaircissent et se dessinent plus nettement. Dans la cellule Ib on voit paraître une tache retardée. L'area claire dans la partie latérale de la cellule médiane

disparaît bientôt et est remplacée par une bande, composée de trois taches au milieu du bord antérieur et cela pendant les derniers jours avant que le dessin définitif apparaisse. L'auteur a vu paraître le dessin définitif trente-six heures avant que le papillon s'envolât, de la même manière qu'une photographie se développe peu à peu dans le bain. Le dessin antérieur, restant donc le même pendant toute la vie chrysalidaire avec de petits changements seulement, est effacé partiellement par le dessin ultérieur, tandis qu'une autre partie va participer à sa composition, comme si „ein neues Gemälde über eine alte halb verwischte und verblichene Decoration hingemalt würde".

Les taches longeant le bord externe se maintiennent, les antérieures du moins. Les taches postérieures s'assombrissent de plus en plus et se perdent enfin dans le noir et le rouge du dessin de l'adulte ; les autres augmentent en clarté, deviennent d'un blanc très pur et prennent des dimensions différentes, tandis qu'au commencement elles se ressemblaient assez, quant à leur étendue. Puis il a pu constater que les ailes antérieures et postérieures à leurs surfaces supérieure et inférieure avaient le même dessin primaire.

Vanessa urticae parcourt un développement semblable; ici encore le dessin primaire se montre bientôt après le commencement du stade chrysalidaire, tandis que la décoration définitive paraît également assez brusquement au terme de la période nymphale. De même la rangée de taches marginales se retrouve, quoiqu'elles ne soient pas si distinctes que chez *Pyrameis cardui*; dans le dessin définitif, au contraire, les deux taches antérieures seules se maintiennent, mais elles se fondent et forment une tache claire et plus grande comme cela était aussi le cas chez *P. cardui.*

Avant Van Bemmelen des recherches semblables ont été déjà faites par Schäffer (63) pour *Vanessa urticae.* Tandis que ce dernier pensait que la première ornementation des ailes portait déjà les caractères principaux du dessin complet ultérieur, de sorte qu'on ne pouvait lui attribuer que peu de valeur, quant aux buts phylogénétiques, c'est le premier qui a acquis un tout autre résultat; il voit dans les premières figures le dessin du genre, ce

qu'il y a de commun dans les dessins des différentes espèces de *Vanessa* ultérieurement souvent si divergents. De plus il constata que le dessin définitif se compose de quelques restes de l'ornementation primitive et d'un dessin nouveau, qui se montre peu de temps avant l'éclosion.

Il a été soutenu dans cette opinion par Dixey, qui indépendamment de l'étude de Van Bemmelen et exclusivement par la comparaison des différentes adultes du même genre, arriva à considérer la rangée de taches, dont nous avons parlé, comme la partie phylogénétiquement la plus ancienne du dessin.

Nous pouvons ainsi distinguer avec Van Bemmelen dans le développement ontogénétique des ailes au moins trois phases importantes; la première, *la phase pupale*, sur les ailes de la chrysalide [ou, comme on dit très souvent, mais à tort, selon nous, sur les „gaines ou étuis" des ailes (voir aussi Deegener 13, pag. 17)]; la seconde, *la phase intrapupale*, sur les ailes imaginales pendant le temps qu'elles sont encore enfermées dans la peau de la chrysalide, et la troisième, *la phase imaginale*, que nous pouvons observer chez l'insecte adulte. Nous traiterons d'abord de ce que les études de ces deux premiers stades nous ont appris et, après, du dessin imaginal dans le chapitre: „Les recherches morphologiques comparées".

Commençons par le dessin pupal et constatons tout de suite que le nombre des recherches touchant ce sujet est encore très restreint.

C'est que beaucoup de chrysalides ne s'y prêtent guère, parce que souvent peu après la dernière mue de la chenille, la peau chrysalidaire prend une couleur brune ou brun-noir, de sorte qu'il n'est plus question de dessin. Il n'y a que celles chez lesquelles ce brun uniforme ne se développe pas, qui puissent nous être utiles et qui en effet l'aient déjà été.

Poulton (60) avait indiqué déjà en 1891 une ligne ou un sillon sur les ailes chrysalidaires de certaines Vanessides qui longe le bord extérieur, mais pas tout à fait parallèle à celui-ci et qui ne peut être autre chose que la délinéation du bord externe d'une

aile qui se rapproche plus du stade imaginal que du stade pupal, mais s'en distingue par une moindre différenciation. En partant de ce point de vue, il donne donc à la sculpture une signification phylogénétique.

Dans le même mémoire POULTON a démontré que l'aile de la chrysalide en son entier représente un stade ancestral, car chez certains Lépidoptères féminins, comme *Fumea nitidella*, *Orgyia antiqua*, *Hybernia defoliaria* etc. qui ont perdu leurs ailes et où des rudiments rappellent seulement une époque ancestrale disparue, il trouve dans les chrysalides qui vont donner naissance à des femelles aptères, des ailes plus développées qui, quoique bien plus courtes que celles des chrysalides mâles, ont pourtant des dimensions considérables quand on les compare avec les rudiments extrêmement petits des adultes femelles.

C'est cependant VAN BEMMELEN (5) qui pour la première fois examina plus exactement un certain nombre de chrysalides en vue du dessin des ailes.

Quelques Vanessides (*Vanessa urticae*, *V. io*, *Pyrameis atalanta*, *P. cardui* et *Araschnia prorsa*), un certain nombre de Papilionides (*Papilio machaon*, *P. podalirius*, *Thais polyxena* etc.) et les Piérides suivantes: *Pieris brassicae*, *P. napi*, *Gonepteryx rhamni*, *Aporia crataegi* et *Euchloë cardamines*, étaient les sujets de ses recherches et lui firent conclure que l'ornementation chrysalidaire montre un plan commun qui pourrait être utile au jugement des relations d'affinité entre les ordres différents.

Ce plan se compose, selon l'auteur, d'une extension de pigment, partiellement le long des nervures, partiellement longitudinalement sur la bissectrice des espaces internervuraux.

Chez *Aporia crataegi* ce pigment internervural s'amasse en forme de taches.

En outre il aperçut chez les chrysalides examinées deux rangées transversales de taches internervurales plus claires; l'une longe le bord externe de l'aile, l'autre, plus intérieure, se trouve à peu près au milieu de la première et de la seconde nervure transversale discoïdale.

Ces taches ne sont pas toujours de la même clarté, mais montrent toutes sortes de stades de régression jusqu'à l'absence totale. De l'autre côté, elles se sont développées chez certaines Vanessides et Papilionides en haut relief en formant des boutons luisants, qui montrent une ressemblance superficielle avec des ocelles.

Les investigateurs qui se sont occupés du stade intrapupal sont beaucoup plus nombreux. Nous avons déjà mentionné à cet égard les noms de SCHÄFFER et de VAN BEMMELEN.

Tandis que presque tous les auteurs sont d'accord sur ce point que le dessin intrapupal est plus primitif que celui de l'adulte, nous trouvons chez VAN BEMMELEN quelques remarques sur le rapport de ce stade avec le pupal.

Celui-ci ne considère plus le stade intrapupal comme suivant, dans un sens phylétique, celui de la chrysalide, mais il admet qu'au contraire le premier aurait précédé le dernier. En effet, nous lisons, dans une étude sur les Rhopalocères (4):

„On the contrary, the colour-pattern of the wing-sheath of the chrysalis undoubtedly represents a farther advanced degree of development than the primitive coloration of the wing-rudiments within this sheath".

D'autres savants suivirent bientôt la route frayée par SCHÄFFER et VAN BEMMELEN.

URECH, (74) un de ces auteurs, étudia aussi des espèces de *Vanessa*, savoir: *V. urticae* et *io*, pour se former une tout autre opinion que les deux auteurs susdits. Pour lui le dessin dans toute son étendue („die Felderung") se montrait déjà dès le commencement et c'est l'évolution des couleurs, plus que celle du dessin, qui aurait de la valeur pour la connaissance des relations phylétiques; autre point de vue donc, que nous traiterons plus tard (pag. 138).

Quelques détails et argumentations dans cette étude méritent cependant d'être mentionnés. Chez *Vanessa urticae* il voit au commencement du développement aux petites ailes une couleur rougeâtre uniforme et chez *Vanessa io* une couleur blanche. Quelque temps plus tard il voit „sur les parties qui y sont destinées, le

blanc en partie éliminé par le jaune, ensuite une autre partie du blanc qui n'était pas changée, se colore en rouge, tandis qu'enfin encore d'autres restes du blanc se changent en noir. Il déduit de ses résultats une direction identique pour l'évolution des espèces. D'abord, selon lui, l'aile d'une Vanesse a été blanche; ce blanc se changea en quelques endroits en jaune et cette couleur resta intacte dans la suite de l'évolution. Ensuite comme dans l'ontogenèse une partie du blanc est remplacée par du rouge, une autre partie par du brun ou du noir; peut-être l'évolution a-t-elle été encore un peu plus compliquée, c'est à dire le noir se serait développé du blanc après avoir parcouru le jaune et le rouge. L'ontogenèse aurait sauté dans ce cas quelques parties de la voie que l'évolution a parcourue.

Il y a beaucoup d'illogismes dans les raisonnements d'Urech.

Selon lui, ce sont les couleurs qui divisent l'aile en parties (Felder) („es ist die Farbe, welche so zu sagen, zeichnet"): et comme les couleurs se succèdent on serait obligé de conclure que le dessin paraît successivement; néanmoins l'auteur constate plus d'une fois que la division en parties („die Felderung"), le dessin par conséquent, se manifeste d'abord et que les couleurs apparaissent ensuite. Il semble qu'Urech ait senti qu'on s'attaquerait à ses assertions; du moins il continue ainsi:

„Gegen diesen Satz wird nur ein Misz- und Halbverständnis der Darwin'schen Sätze von natürlicher Zuchtwahl, Anpassung und initiierender Natur des Organismus als wichtigster Entwicklungsfaktor opponieren".

Je trouve aussi un peu trop risqué, de déduire comme Urech l'existence d'une Vanesse primaire de couleur blanche du fait que les petites ailes dans le stade intrapupal ont au commencement cette couleur. Si cette déduction était juste, les chevaux par exemple dont le pigment manque d'abord dans la peau de l'embryon, seraient descendus d'un cheval incolore et de cette manière la plupart des animaux auraient eu des ancêtres blancs.

Urech projette une série linéaire phylogénétique des Vanesses et donne les espèces dans l'ordre suivant:

Vanessa L. album, *C. album*, *xanthomelas*, *V. album, polychloros*, *urticae*, *cardui*, *io*, *atalanta* et *antiopa*.

Comme le point de départ est tout autre, nous ne nous étonnerons pas qu'il arrive à des résultats tout à fait différents de ceux de VAN BEMMELEN.

Pour URECH, comme nous avons vu, *Vanessa polychloros* et *urticae* étaient des formes plus primitives et *Vanessa atalanta* et *cardui* des types plus avancés; pour VAN BEMMELEN *V. urticae* et *polychloros* sont placés à la fin et les deux autres espèces au commencement de la série.

HAASE (27) étudia ensuite les Papilionides savoir: *Papilio philenor* L., *P. asterias* L., *P. machaon* L., *P. turnus* L. et *P. podalirius* L. et établit aussi quant à ce matériel que le dessin se développe successivement.

Tandis que dans son matériel l'aile postérieure se développe plus tôt dans ce rapport que l'aile antérieure, on avait trouvé chez Vanessa justement le contraire.

Le fait a quelque signification parce que EIMER avait donné la „loi" du développement postéro-antérieur et le travail de beaucoup d'auteurs, traitant ce sujet, des auteurs allemands du moins, était influencé fortement par les opinions de ce savant.

Quelques années plus tard (en 1896 et 1897) des essais assez détaillés ont paru de la main d'ALFRED GOLDSBOROUGH MAYER sur le développement des écailles et de leur pigment et sur le dessin des Lépidoptères diurnes et nocturnes (47, 48 et 49). Dans la dernière étude il communique quelques résultats sur le dessin intrapupal de *Callosamia promethea* Linn. et *Danais plexippus* Fabr. Chez ces espèces aussi l'ornementation se développe successivement. Puis suivent les investigations de la Comtesse VON LINDEN (35, 41) qui se donna pour but, de rechercher à quel degré des directions déterminées se manifestaient dans le développement du dessin des ailes dans la chrysalide et quelles étaient les relations entre ces directions et les lois qu'EIMER avait établies pour la phylogenèse des Lépidoptères. Pour la défense de ces lois elle a toujours été l'apôtre zêlée.

Ses travaux, excellents sans doute, sont tout à fait sous l'influence des opinions de l'auteur des lois susdites; aussi se sert-elle de la terminologie particulière de ce zoologiste; terminologie qui a été suivie assez longtemps par plusieurs autres élèves avec une grande ténacité, quoique beaucoup d'auteurs aient démontré le grand embarras qu'elle peut causer.

Dans un essai méritoire, couronné par l'Académie des Sciences de Paris, elle étudie *Papilio podalirius*, *P. machaon*, *Thais polyxena*, *Vanessa levana* et *V. urticae* et elle arrive aussi à la conclusion que le dessin des ailes est composé en général d'une série d'éléments qui apparaissent l'un après l'autre dans le cours du développement de la chrysalide et qui se fondent peu de temps avant l'éclosion du papillon pour former le dessin imaginal; pour elle, comme pour Eimer, les bandes transversales forment le dessin primaire; ces bandes transversales se prolongent d'un bord de l'aile à l'autre; ces bandes ou lignes peuvent se fondre latéralement, se réduire en taches et s'unir pour former des lignes longitudinales. En rapport avec ce qu'elle a trouvé chez *P. podalirius* et *Vanessa levana*, elle déclare les taches qui apparaissent les premières, comme une modification d'une bande transversale. Il faut remarquer que nous pouvons déjà lire dans le texte allemand: „dass die Entstehung der primitiven Längsstreifung [1]) der Schmetterlinge überhaupt auf eine ursprüngliche Neuropterenähnliche Aderung der Flügel zurückgeführt werden muss".

A cause des stades: *alebion* et *glycerion* qu'elle observait dans le développement ontogénétique de l'ornementation imaginale de *P. podalirius* elle put constater que ce dernier papillon doit être un type plus avancé que les formes apparentées: *P. alebion* et *glycerion*. Ces deux espèces se sont arrêtées à un certain point de leur évolution, tandis que *P. podalirius* est allé plus loin (la „génépistase" d'Eimer).

Le même auteur étudia (41) encore d'autres papillons se rap-

1) Par le terme: „Längsstreifung" l'école d'Eimer à laquelle cet auteur appartient, comme nous l'avons vu, entend ce que tous les autres entomologistes nomment: striation transversale.

portant au dessin, de sorte que la liste s'accrut jusqu'à un nombre de 25 espèces, savoir:

A. *Rhopalocères:*

1. *Papilio podalirius* L.,
2. *Papilio machaon* L.,
3. *Thais polyxena* L.,
4. *Thais rumina* L.,
5. *Thecla quercus* L.,
6. *Vanessa levana* L.,
7. *Vanessa urticae* L.,
8. *Vanessa io* L.,
9. *Vanessa atalanta* L.,
10. *Limenitis sybilla* L.,
11. *Argynnis paphia* L.

B. *Hétérocères:*

12. *Deilephila porcellus* L.,
13. *Hylophila prasinana* L.,
14. *Lasiocampa potatoria* L.,
15. *Gastropacha quercus* L.,
16. *Platisamia cecropia* L.,
17. *Drepana falcataria* L.,
18. *Harpyia vinula* L.,
19. *Notodonta tremula* Cl.,
20. *Gonophora derasa* L.,
21. *Thyatira batis* L.

C. *Géométrides:*

22. *Tonosoma linearia* Hb.,
23. *Rumia luteolata* L.,
24. *Abraxas grossulariata* L.,
25. *Eupithecia tamarisciata* Fr.

Dans toutes ces formes étudiées elle trouve comme éléments primaires du dessin: les bandes, les taches ou les zigzags transversaux; chez les *Géométrides* des bandelettes plus ou moins étroites qui s'étendaient d'un côté de l'aile à l'autre.

Des bandes plus larges apparaissent dans la chrysalide de

Gastropacha, *Thyatira*, *Hylophila*, *Sphinx*, *Saturnia*, *Thais* et *P. podalirius*. Chez *Thais polyxena*, *P. machaon*, les *Vanessa*, *Limenitis sybilla*, *Argynnis paphia* les bandes sont réduites, dès leur début, à de courts fragments.

Chez *Harpyia vinula*, *Gonophora derasa* et *Drepana falcataria* cette disposition devient de plus en plus apparente à mesure que le développement de l'aile s'avance. Nous trouvons des taches sur les ailes intrapupales d'*Argynnis paphia*, surtout dans l'aile supérieure. Sur l'aile inférieure le dessin commence par des bandes qui, enfin, se décomposent en rangées de taches. Une transformation analogue peut s'observer chez *Abraxas grossulariata*.

Chez tous les papillons qu'elle avait étudiés, elle dit pouvoir constater que les bandelettes primitives tendent à s'élargir ou à se fondre et c'est de cette manière que les larges bandes chez les *Papilio*, les *Vanessa*, les *Sphinx*, les *Bombycides* et aussi les *Géométrides* ont tiré leur origine. — Enfin l'aile unicolore peut apparaître.

Le plus grand nombre de bandes fut constaté chez *Gonophora*, savoir : 16 ; chez *Eupithecia* 11 ; le plus petit nombre chez *Gastropacha neustria*, *Gastropacha potatoria*, *Hylophila prasinana* et *Thecla quercus* ♀ : 2 ou 1.

Un autre auteur, Kurt Smolian, a fait des recherches en 1912 sur un certain nombre de chrysalides d'*Arctia caja*, mais dans ces investigations il a plus porté son attention sur la succession des couleurs que sur le développement du dessin, ce qui est regrettable à notre avis. Il mentionne qu'au 21ième jour après la transformation en chrysalide les ailes avaient déjà leur dessin typique, avec cette exception qu'on voit encore sur le fond blanc des parties pigmentées en rouge. Mais je ne puis reconnaître par son étude, si ces parties ont des contours distincts ou non, si elles se tiennent au cours des nervures, ou si elles se portent indépendamment.

2. *Les recherches morphologiques comparées.*

En ce qui concerne les recherches morphologiques c'est surtout Eimer (18 et 19) qui tâchait de parvenir à un système de classification

selon les affinités au moyen du dessin des ailes. Ce dessin était pour lui le critère le plus sûr pour découvrir les degrés d'affinité.

Or il crut avoir observé dans quelques autres groupes du règne animal que le dessin le plus ancien et le plus primitif avait toujours été celui des bandes longitudinales; la décomposition de ces bandes aurait donné naissance à un dessin de taches et ces taches se seraient transformées souvent par réunion en bandes transversales, tandis que le dernier stade aurait été atteint, quand le monochromatisme entra en scène.

Lorsqu'il rechercha les Papilionides quant à leur dessin, et qu'il trouva aussi chez ces animaux des bandes et des taches, il transporta le schéma susdit de l'évolution phylétique des couleurs de la peau aussi sur les Lépidoptères. Et il est très curieux et sans doute extrêmement embarrassant, qu'il donne aux bandes qui s'étendent du bord antérieur jusqu'au bord postérieur de l'aile, le nom de „Längsbinden", parce qu'elles sont parallèles au corps. Ce parallélisme pourtant se montre bien dans les exemplaires montés, mais n'existe pas du tout en permanence chez les animaux vivants, où les ailes peuvent avoir des positions différentes.

Les lignes ou bandes qui sont perpendiculaires aux bandes susdites, ont reçu par conséquent le nom de „Querbinden".

Cela devient vraiment par trop curieux, parce que de cette manière les bandes *longitudinales* sont perpendiculaires aux nervures *longitudinales* et parallèles aux nervures *transversales*.

Mlle VON LINDEN a défendu en ces termes cette nomenclature contradictoire qui, comme elle dit, ne lui était point du tout sympathique:

„Je ne veux pas changer les noms des nervures, parce qu'ils sont depuis si longtemps employés, qu'un changement ne pourrait que causer des difficultés sans fin. Mais je ne veux pas non plus copier la nomenclature du dessin sur celle des nervures, parce que je la trouve, au point de vue morphologique, beaucoup mieux choisie que la première. Les temps où on décrivait une petite partie du corps comme un tout n'existent plus; depuis qu'un Cuvier et qu'un Lamarck nous ont montré les relations morpho-

logiques et physiologiques de tous les organes entre eux, nous ne pouvons plus considérer une partie du corps sans la rapporter au tout''.

Eimer, par suite de considérations particulières plaça *Papilio podalirius*, *P. alebion*, *P. paphius* et *P. glycerion* à la tête de toute la série des *Papilio* comme les formes les plus primitives, puis ceux qui montraient des jonctions transversales entre les bandes longitudinales (c'est à dire d'Eimer) et ensuite les représentants à peu près unicolores, parmi lesquels *P. colonna* avait poussé le plus loin.

Ensuite il accorda une grande valeur à la bande de parade sur l'aile postérieure; bande, très simple dans les types primitifs, se complétant et s'embellissant de plus en plus pour atteindre à la fin son point culminant et . . . . disparaître.

Comme les formes qu'il considérait primitives avaient onze bandes sur l'aile antérieure, bandes qui, selon lui, avaient une disposition bien définie par leur rapport avec le réseau de nervures, il tâcha de réduire toutes les barres, toutes les taches qu'il trouvait, sur les onze raies: voilà sa théorie des onze bandes („*elfbindentheorie*'').

Toutes sortes de déformations de ces onze lignes peuvent s'opérer.

Elles peuvent se fondre latéralement, quelques-unes peuvent disparaître, elles peuvent se raccourcir ou devenir plus étroites, se décomposer en taches, elles peuvent se joindre l'une à l'autre latéralement ou s'élargir, etc.

Une explication particulière nous est donnée par Eimer du fait que la marge antérieure des ailes montre très souvent un dessin plus primitif que l'autre partie et que les ailes postérieures peuvent déjà avoir perdu en partie „les onze bandes'', tandis que celles-ci se manifestent encore sur les ailes antérieures dans toute leur étendue.

Il admet une évolution postéro-antérieure; la transformation avance de l'arrière à l'avant, de nouveaux caractères paraissent d'abord à la partie postérieure, ils se meuvent en avant pour être remplacés par d'autres caractères; de cette manière nous avons donc pendant l'évolution une ondulation de caractères le long du

corps et des ailes. C'est la „loi de l'ondulation." Sous certain rapport cette loi a été confirmée par la Comtesse von Linden, qui put observer dans son matériel (35) que la formation de la couleur et la fusion des bandes s'opérait dans beaucoup de cas d'arrière en avant et du dehors en dedans, tandis que la marge de l'aile et les nervures se coloraient les dernières.

Les théories d'Eimer ont exercé une influence prolongée, surtout par la chaude défense de la Comtesse von Linden. Mais l'opposition n'a pas manqué de se présenter de différents côtés.

C'est par exemple Spuler (70) qui en 1897 démontre l'embarras des termes: *Längs-* et *Querbinden*, mais s'oppose surtout à la théorie des onze bandes, qui, selon lui, ne plaide pas pour l'exactitude et les soins des observations d'Eimer.

Spuler projette alors un pedigrée des Papilionides que nous ne traiterons pas, et touche aussi à quelques questions d'un caractère plus général; il ne s'y prononce pas très distinctement; mais il accentue que l'ornementation primitive des papillons doit avoir consisté en rangées de taches. Il suit de ce qui précède dans son étude, qu'il vise les rangées transversales; il trouve une preuve dans le dessin des Lépidoptères très primitifs, par exemple *Zeuzera aesculi.*

D'ailleurs, dit-il, on peut entendre à priori par la disposition de l'aile, que le dessin s'est manifesté au début sous la forme de taches ou comme une coloration des nervures.

Une autre critique très acerbe sur le travail d'Eimer était celle de Jordan (31) qui, armé d'une grande connaissance de détails, démontra qu'Eimer avait connu trop peu de formes et qu'il n'avait pas assez consulté la littérature, pour projeter une série phylétique des papillons — et surtout c'est un des griefs de Jordan qu'Eimer n'avait attaché aucune importance aux autres caractères; qu'il avait accordé, par exemple, peu de valeur phylogénétique à la disposition des nervures et quand Eimer dit, qu'il faisait justement si peu de cas de la disposition différente de la souscostale, parce que cette nervure est très variable, c'est Jordan qui remarque bien à propos: „comment l'auteur allemand pouvait-il

donc construire son système sur le dessin, qui est encore plus variable?"

Au lieu de onze bandes on peut prendre pour point de départ avec le même droit un autre nombre, quand on procède comme EIMER, car s'il y en avait trop, une division se serait opérée et s'il y en avait trop peu, une fusion aurait eu lieu ou les bandes auraient disparu. Un autre faible d'EIMER, c'est qu'il a toujours donné des thèses au lieu de faits et qu'il jongle avec les variétés et les aberrations individuelles en intervertissant l'une pour l'autre selon son goût:

„In conclusion of this review" c'est ainsi que JORDAN finit sa critique, „which I am sorry to say is mostly destructive, I will not omit to point out that EIMER's researches on Lepidoptera, though full of errors re facts and loose in argumentation, are nevertheless of great interest for the classifier as well as the general biologist. For the very boldness in language with which the problems are attacked, the numerous contentions in Artbildung and Orthogenesis, the constant repetition that this or that contention is proved to be correct, will serve to bring the study of Lepidoptera, to which EIMER has drawn attention, onwards by instigating others to verify the facts and examine the arguments. For this Lepidopterologists can only be thankful." La valeur des thèses d'EIMER est donc, selon JORDAN, qu'on peut les considérer comme point de départ pour des recherches ultérieures sur ce terrain.

En 1890 DIXEY (14) avait analysé le dessin des ailes des Nymphalides et comparé ensuite les dessins des divers représentants. Surtout à cause de la méthode qu'il suit, je mentionne ici les éléments différents qui composent les dessins de ce groupe.

Il distingue:

1° une rangée de taches d'un coloris clair près du sommet des ailes antérieures;

2° une chaîne submarginale de taches noires avec des centres bleus;

3° une bande blanche près du bord costal des ailes antérieures;

4° Les aréas foncées entre les rangées de taches.

5° Les figures de la cellule discoidale.

Il se construit un *Protovanessa* se fondant sur les caractères communs chez les diverses espèces du genre *Vanessa*. Ce *Protovanessa* aurait eu, selon lui, une rangée submarginale de taches, chacune avec un centre bleu, et une seconde rangée intérieure à la première.

Selon lui, les lignes d'affinité s'approchent dans la direction d'une Argynnide d'une couleur bleue ou olivâtre foncé, comme la femelle de la forme vivante: *Argynnis diana*.

Peut-être, dit il, pourrait on reculer encore plus loin et trouver alors un type, dont la couleur foncée aurait été tout à fait uniforme, dans laquelle aucune différenciation n'aurait eu lieu encore entre la couleur du fond et des taches. Le premier pas en avant aurait été ensuite que la couleur de fond se serait éclaircie dans la région des taches entre les nervures, pendant que la couleur foncée se serait maintenue comme des raies ou des taches peu marquées entre les parties plus claires.

Cette différenciation aurait commencé au bord extérieur de l'aile et se serait avancée dans la direction du corps.

Les rubans de la couleur de fond entre ces rangées de taches foncées, seraient devenus d'un brun clair; quelques-uns de ces rubans encore plus clairs; les petites taches communes des espèces de *Vanessa* auraient pris naissance d'un tel ruban et en auraient formé le dernier reste.

Van Bemmelen non plus n'est pas resté en arrière sur le terrain des recherches morphologiques comparées et c'est surtout les Hépialides, (7, 8 et 9) qui, formant une famille primitive, attirèrent son attention. Il vaut mieux, je crois, ne pas disserter longuement sur les investigations et les résultats obtenus, puisque cet auteur en donnera lui-même un aperçu, qui paraîtra dans les Publications du Laboratoire de Groningue dans un prochain volume. Je voudrais seulement mentionner quelques points principaux; c'est qu'il a trouvé dans cette famille une ornementation qui est limitée parfaitement par le cours des nervures.

Les espaces internervuraux, en effet, contiennent des figures en forme de sablier, qui alternent avec des figures elliptiques.

De ce simple motif il put déduire d'une manière facile et avec une certitude assez grande, les autres éléments des dessins souvent très différenciés.

Si c'est en premier lieu les Papillons diurnes et aussi les Hépialides, qui ont attiré les investigateurs, d'autres groupes furent aussi le sujet de recherches exactes, comme par exemple l'*Arctia caja* avec son dessin si variable et quelques formes alliées qui étaient étudiées par KURT SMOLIAN.

De cette étude nous avons déjà mentionné quelques détails. Il est très intéressant d'apprendre ce que l'auteur, qui recherche principalement la variabilité du dessin, a conclu en ce qui concerne l'histoire phylétique de ce Lépidoptère.

Il part des considérations d'EIMER, dont il conserve aussi la nomenclature; il croit pouvoir identifier les taches particulières dans l'aile antérieure aux „onze bandes", mais d'une manière qui me semble un peu affectée.

„In einem einzigen Falle", dit-il, „glaubte ich auch am Bande A eine Auflösung konstatieren zu können."

Il considère donc l'*Arctia caja* comme une forme fortement différenciée, parce que, selon lui, plus les bandes s'unissent, plus l'espèce a atteint un degré supérieur d'évolution. Il se base sur l'observation que, dès le début, un pigment rouge se produit, pour disparaître plus tard; il nomme le dessin de l'aile antérieure plus récent que celui de l'aile postérieure et confirme ainsi la loi d'évolution postéro-antérieure.

C'est enfin dans notre pays DE MEYERE (52) qui compara les dessins des Lépidoptères entre eux. Dans la 70ème séance de la Société Entomologique Néerlandaise il ne discuta pas seulement cet ordre, mais aussi celui des Diptères.

En ce qui concerne les Lépidoptères, il accorde nombre de directions d'évolution et quant à quelques motifs du dessin, il estime la formation des taches rangées longitudinalement comme primaire, quoiqu'il ne nie pas qu'il faille accorder aussi d'autres motifs

indépendants pour expliquer les dessins, comme la bordure colorée des nervures longitudinales.

Surtout les rangées de taches le long de la bissectrice des cellules importent beaucoup pour cet auteur.

Quand ces taches sont réduites en nombre, celles qui restent peuvent se placer en rangées transversales, comme on peut l'observer chez *Zeuzera*, *Abraxas*, de nombreuses Arctiides et beaucoup de Rhopalocères e. a. *Argynnis*.

Les taches peuvent se produire en forme d'anneau et en forme de chevron, comme chez *Harpyia vinula* et *Limantria*; les taches peuvent aussi se fondre pour former des lignes ou bandes transversales comme chez les Noctuides.

Parmi les motifs originaires il compte aussi les taches sur les nervures (*Hyponomeuta*, quelques taches d'*Abraxas*), puis la coloration de la pointe de l'aile, la formation des bandes transversales, la coloration de la marge antérieure etc. Quoique l'auteur, en général, considère ces motifs comme indépendants l'un de l'autre, il ne disconvient pas qu'il n'y ait peut-être un certain rapport entre eux; les taches primaires, par exemple, peuvent être absorbées dans une bande et la même chose peut être admise quelquefois quant à la coloration de la nervure transversale.

Les recherches expérimentales.

Weismann a démontré dans un beau mémoire sur le dimorphisme saisonnier, que l'expérience peut aussi jeter un jour nouveau sur l'affinité des espèces. On savait déjà depuis longtemps que deux formes de *Vanessa* qui se distinguaient beaucoup en coloration et dessin, ne formaient qu'une espèee, que *Vanessa levana* et *Vanessa prorsa* étaient le même animal, le premier représentant la génération d'hiver, le dernier celle d'été.

Pour découvrir le rapport entre ces deux formes, Georg Dorfmeister a exposé des chrysalides qui donnent naissance à la génération d'été à une température de 10—11° R et a obtenu en quelques cas, au lieu de la forme *prorsa*, une forme intermédiaire

entre *levana* et *prorsa* qui était déjà connu comme variété et qui avait été décrite sous le nom de *porima*.

WEISMANN (78), qui ne connaissait pas au commencement de ses expériences les recherches de Dorfmeister, expose les chrysalides pendant plus de temps à une température beaucoup plus basse (0—1° R) et obtient de 20 chrysalides 15 formes de *porima*, dont trois ressemblent beaucoup à la forme d'hiver, tandis que 5 individus, n'ayant pas changé, sortaient en forme-*prorsa* de leur étui nymphal.

Est-il permis, peut-on se demander, d'attribuer tout a fait la disposition colorée des ailes des papillons à la température qui a régné pendant leur développement, ou y a-t-il encore d'autres facteurs opérants?

Dans le premier cas le changement devrait se produire aussi dans un sens inverse et les chrysalides de la génération d'hiver, quand elles se trouvent exposées à une température plus élevée devraient donner la forme d'été; mais cela n'est à peu près jamais le cas.

Proprement dit, cette espèce n'a pas une, mais deux générations d'été, qui volent en juillet et en août, tandis que la génération *levana* vole en avril.

WEISMANN croyait conclure de ses expériences que la forme *levana*, la génération insensible donc, était la plus ancienne, et que celle-ci avait constitué pendant la période glaciaire avec ses étés courts et ses longs hivers la seule génération. Mais lorsque plus tard le climat devint plus chaud, une seconde génération est survenue et ensuite une troisième. Ces générations parcoururent leur développement dans des circonstances nouvelles et obtinrent en conséquence un autre dessin sur leurs ailes.

La forme *levana* doit être considérée comme primaire et il devient compréhensible que la forme plus jeune peut être réduite par un changement des circonstances à la forme ancienne, mais il s'explique aussi que le changement inverse ne se produit pas.

Avec des expériences et des raisonnements analogues WEISMANN arriva à considérer *Pieris napi*, var. *bryoniae* — qui, dans les régions

polaires et les hautes montagnes est la seule forme existante de *napi*, comme la forme originelle de cette espèce. *Pieris napi* a dans les zones tempérées plus d'une génération et présente aussi un dimorphisme saisonnier.

Après lui, un grand nombre d'expérimentateurs ont fait des expériences analogues et parmi ceux-ci surtout MERRIFIELD, STANDFUSZ, FISCHER et BACHMETJEW jouent un rôle important.

Les papillons n'ont pas été seulement exposés par ces auteurs à des températures artificielles, mais on les a mis de beaucoup d'autres manières dans des circonstances anormales. On les a fait se développer dans une atmosphère qui possédait une autre proportion d'oxygène ou d'acide carbonique; on les a fait éclairer par une lumière rouge ou bleue, on a donné aux chenilles une nourriture, à laquelle elles n'étaient pas habitueés ou on y a mêlé des matières particulières et enfin on a fait des expériences d'hybridation.

De toutes ces expériences nous voulons seulement mentionner quelques résultats, en tant qu'ils ont rapport à l'influence de la température.

On peut distinguer:

1e les expériences avec un froid anormal,
2e „ „ avec un froid plus tempéré,
3e „ „ avec une chaleur assez grande,
4e „ „ avec une chaleur excessive.

Avec les expériences sub 2 et 3 on a obtenu souvent des formes qui ressemblaient plus ou moins à des variétés existantes; le froid transforme les espèces ou races du Sud en celles qui se rencontrent dans des régions plus septentrionales, tandis que la chaleur est la cause que les formes du Nord acquièrent des caractères semblables à ceux de leurs congénères du Sud. Le froid et la chaleur anormales produisent souvent des formes aberrantes, ce qu'on peut comprendre par la grande influence qu'une forte altération des circonstances ambiantes peut exercer sur les processus physiologiques et chimiques de l'animal. C'est surtout avec les Vanesses qu'on a expérimenté. Pour indiquer quelques exemples, *Vanessa atalanta* montre, quand les chrysalides sont soumises à une tem-

pérature plus élevée, un élargissement de la bande rouge s'approchant au *Vanessa calirrhoë* des régions plus méridionales et surtout à la variété *vulcanica* Got. qui se trouve dans les Iles Canaries.

Dans la forme soumise au froid (savoir : la variété *merrifieldi*) le rouge est remplacé au contraire par le noir et la bande rouge se décompose en fragments. D'ailleurs les taches costales blanches s'élargissent et des écailles bleues se produisent entre ces taches et la bande rouge.

Il s'opère par la chaleur et le froid anormaux une fusion partielle des taches costales noires et dans ce cas l'aberration *klymene* prend naissance.

En ce qui concerne *Vanessa cardui*, une élévation de la température cause une augmentation du rouge et lui donne un luisant plus fort, de sorte qu'elle montre quelque ressemblance avec des formes méridionales, tandis qu'un abaissement cause au contraire un assombrissement et produit la forme septentrionale, var. *wiskotti*. Par les températures, basses ou élévées, mais anormales, on a acquis l'aberration *elymi*, qui se distingue par la fusion des éléments noirs de l'ornementation du bord antérieur et par la disparition de la figure noire au milieu du champ basal.

Vanessa io prend par la chaleur un coloris plus foncé quant au brun-rouge, tandis que le bleu disparaît de la pointe de l'aile; par l'exposition à des températures basses l'œil disparaît, tandis que par la chaleur et le froid plus extrêmes, un noircissement se produit et l'œil des ailes postérieures s'évanouit.

4. *Les aberrations et les anomalies.*

Comme on le sait, les anomalies peuvent avoir souvent une grande signification phylogénétique.

Et c'est pour cela qu'il est désirable d'étudier aussi les formes aberrantes des papillons en vue de leur dessin. Un des cas les plus instructifs nous semble être un exemplaire de *Gonepteryx rhamni* ♀, capturé par Bryk à Myllykylä (11). Les dessous et les dessus de l'aile antérieure portaient une ornementation particulière; dans quelques espaces internervuraux se rencontraient des

taches oblongues allongées qui étaient rangées parallèlement entre eux et perpendiculairement aux nervures longitudinales. A cette aberration BRYK a accordé une grande valeur phylogénétique et non à tort, selon notre avis.

Une autre aberration du même papillon a été décrite sous le nom de *Gonepteryx rhamni* ab. *progressiva* par GEEST (21). Dans cette forme quelques taches internervurales brunes se produisent à la face supérieure des ailes. GEEST la considérait comme une forme plus avancée, phylogénétiquement parlant („phylogenetisch fortschreitende Form"), quoiqu'il y ait plus de raisons de la considérer comme régressive, de sorte que le nom *regressiva* serait peut-être préférable. En tout cas, on voit qu'il n'est pas recommandable, de mettre son opinion subjective dans un nom nouveau.

ENDERLEIN (17) étudia un exemplaire anormal de *Telea polyphemus* CRAMER dont la tache translucide manquait sur l'aile antérieure droite, de sorte que pas une trace n'en était présente, tandis que sur l'aile postérieure seulement quelques fragments des figures environnantes de la tache susdite étaient restés. Le réseau des nervures était également altéré; la nervure transversale, qui ordinairement unit Cu_1 avec M_3, faisant défaut.

Pour éclaircir ce point, il fit des recherches chez une espèce apparentée et trouva qu'ici un stade se produisait dans le développement du réseau des nervures, dans lequel cette nervure transversale n'est pas encore présente. Plus tard elle se constitue, une branche du cubitus s'unissant avec la media. Il considère donc la disposition du réseau des nervures de la forme aberrante examinée comme un état parcouru par l'animal ontogénétiquement et phylogénétiquement et de plus il considère toute l'aile susdite comme un organe enrayé dans son développement et resté au stade ancestral; il s'en suit que la tache translucide est un ornement d'une origine très récente.

5. *La couleur et les pigments.*

Il faut faire une grande distinction entre le dessin (ou les motifs qui composent le dessin) et sa couleur; distinction qu'on n'a

pas toujours observée. Que les couleurs des éléments du dessin aussi bien que celles du fond aient parcouru une évolution, personne, je crois, ne le contestera. Ici, comme pour tant d'autres choses, on a tâché d'établir un schéma pour la phylogenèse, sortant du développement ontogénétique. Et, sans doute, on peut en tirer beaucoup de données pour l'histoire phylétique, mais il ne faut pas perdre de vue, que la plus grande prudence doit être observée. Un stade déterminé de l'embryon ne rappelle pas toujours une forme originaire des temps passés.

La Comtesse von Linden (43, 44, 41, 35) a donné plus d'une fois un historique des études concernant les couleurs et les pigments en rapport avec ses propres publications; je puis me restreindre en me référant aux points principaux.

Par les recherches de Hopkins, Perry, Coste, Poulton, Urech (75) il a déjà été montré depuis longtemps qu'on peut distinguer deux rubriques de couleurs:

1° les couleurs naturelles ou pigmentaires, dues à un pigment,

2° les couleurs optiques, dues aux phénomènes d'interférence de la lumière.

En outre, il y a des couleurs qui doivent être considérées comme une combinaison des deux groupes.

Hopkins a trouvé dans les ailes de *Gonepteryx rhamni* un pigment jaune qui était soluble dans l'eau et qui était un dérivé de l'acide urique. Pour un pigment vert qui se trouve aussi chez quelques papillons, Griffiths a établi la formule empirique C_{11} H_{12} Az_{8} O_{10} (acide lépidoptérique).

Urech aussi a fait des recherches sur la nature chimique des pigments (75) et arrive, comme Hopkins, à la conclusion qu'ils ont des affinités avec l'acide urique. Sur l'origine de la couleur les auteurs ne sont pas tous d'accord. Quelques-uns considèrent les pigments comme des matières animales, c'est à dire, comme des produits de l'assimilation et de la désassimilation du corps du papillon. D'autres admettent que ces pigments sont originaires des plantes qui ont servi de nourriture aux chenilles. Les matières, dans ce cas, cherchent une voie par les parois de l'intestin

et sont conduites, par le sang, aux écailles. En rapport avec cette dernière hypothèse, des expériences très remarquables ont été faites par POULTON avec les chenilles d'*Agrotis pronuba* qu'il éleva à l'abri de la lumière; quand il les nourrissait de feuilles vertes ou étiolées, elles pouvaient développer leurs couleurs vertes et brunes d'une manière normale, tandis que, quand les chenilles étaient nourries de nervures blanches de chou, ces couleurs n'apparaissaient pas.

Il en conclut que la chenille a le pouvoir de changer la chlorophylle, la xanthophylle et l'étioline en pigment. On a démontré en effet que le sang contient de la chlorophylle et d'après MAYER (46) ce sont les corpuscules du sang qui causent la coloration des écailles.

C'est surtout M[lle] VON LINDEN qui a essayé d'éclairer cette question. Elle trouve chez les Vanesses que le pigment vert du contenu de l'intestin se change en rouge peu de temps après la transformation en chrysalide. Ensuite elle a démontré le pigment rouge dans les cellules des parois de l'intestin et quelque temps plus tard elle trouve cette matière colorante dans les espaces entre les lames membraneuses de l'aile (dans les canaux sanguins donc), qui se trouvent dans les nervures et qui entourent les trachées.

Puis elle l'a recherchée dans les cellules qui forment la lame membraneuse de l'aile et par conséquent aussi dans celles qui donnent naissance aux écailles, tandis que, quelque temps après, les pigments s'amassent dans les écailles, lorsque les cellules qui les ont formées en sont privées totalement.

Elle admet donc que les pigments des écailles des Vanesses sont des dérivés de la chlorophylle, qui est porté dans l'intestin avec la nourriture.

Comme le pigment rouge se produit déjà dans l'intestin, il s'en suit pour l'auteur que le rouge a été la couleur primaire des Vanesses. Mais quoique ce rouge se manifeste au début du développement, toute l'aile n'est pas colorée de cette manière. Elle l'explique en admettant que les écailles des endroits qui prennent un coloris foncé, se sont développées plus tard.

Aussi peut-elle se rencontrer sous quelques rapports avec PIEPERS,

(58) qui prétend que la couleur primitive des papillons a été rouge. Il faut ajouter que dans une autre étude (39) elle s'éloigne de PIEPERS en considérant le rouge comme un mélange de jaune et de rouge; de ces couleurs le jaune serait plus ancien que le rouge.

Mais elle ne peut admettre que le rouge et le jaune soient les couleurs primaires de tous les lépidoptères, puisqu'un pigment rouge ne se produit pas chez un microlépidoptère, examiné par elle, savoir: *Botys urticata*; ici la couleur primaire devrait être vert ou vert-brun. Elle trouve dans le développement ontogénétique l'ordre suivant des couleurs: jaune, orange, carmin, cinabre, brun-rouge et noir; c'est le même ordre indiqué par EIMER pour l'histoire phylétique.

SMOLIAN trouve comme succession des couleurs chez *Arctia caja*: blanc ou jaune-brun, rouge passant au brun ou au noir; de cette dernière couleur se serait développé le bleu comme couleur optique.

Rapport entre le dessin des Lépidoptères et celui des autres ordres d'Insectes.

Tant la littérature est riche, quant au dessin des papillons, tant elle se montre pauvre en vue du rapport des ornementations des différents ordres entre eux.

Parmis le petit nombre d'auteurs qui se sont occupés de ce sujet on trouve de nouveau la Comtesse VON LINDEN.

Dans son étude française: „Le dessin des ailes des Lépidoptères" il y a un chapitre intitulé: „Le dessin des Névroptères, des Orthoptères, des Hémiptères, des Homoptères et des Diptères comparé au dessin des Lépidoptères."

Traitons d'abord les Trichoptères.

Dans ce groupe elle distingue:

1° Ceux dont la lame membraneuse de l'aile est incolore, mais les poils sont colorés, comme par exemple dans les espèces suivantes: *Agapetus* Curt., *Psychomia* Latr., *Setodes* Ramb., *Goëra* Hoff., *Aspatherium* Kolen, *Trichostoma* Pict., *Sericostoma* Latr., *Notidobia* Steph., *Hydronautia* Kolen, *Dasystoma* Ramb. et *Phryganea* L.

2° Ceux chez qui la membrane ailaire porte l'ornementation: *Neuronia*, *Halesus flavipennis*, *Limnophilus striola et L. vibex* Curt. On rencontre dans cet ordre aussi des bandelettes étroites qui se prolongent dans une direction transversale et qui se décomposent souvent en taches.

C'est le cas chez *Neuronia reticulata* L., où les bandelettes se décomposent dans la région du bord antérieur et postérieur. Les taches tendent à se fondre en un dessin réticulaire. Sur l'apex de l'aile postérieure nous rencontrons des restes de bandelettes. Les bandes longitudinales qu'elle trouve chez *Halesus flavipennis* sont composées de petits éléments transversaux: les fragments de bandelettes transversales que l'on peut encore reconnaître sur l'apex de l'aile.

Chez *Halesus punctatus* elle trouve six bandes plus larges, formant des dents aiguës sur chaque nervure.

Quant à la conclusion de ces recherches, elle la résume comme suit: „Le dessin primitif est disposé en fines bandelettes transversales [1]). Tous les autres types dérivent de ce dessin primitif qui se transforme en rangées de taches, en bandes transversales, en dessin réticulé ou bien en de larges bandes longitudinales qui, en se fondant, conduisent à des ailes uniformes."

Et elle continue: „Comparé avec le dessin des Papillons, celui des Trichoptères se compose d'un plus grand nombre d'éléments plus fins et il me semble que de cela aussi vient que le dessin des Trichoptères est plus variable que celui des Papillons. Nous observons même une asymétrie du dessin sur les ailes du même individu. Chez les Trichoptères manquent aussi généralement des bandes bien localisées, quoique plusieurs places déterminées des ailes, le ptérostigma, par exemple, aient de préférence une coloration très intense. Ces différences entre le dessin des Papillons et celui des Trichoptères nous autorisent à dire qu'avec la simplification du dessin et la réduction du nombre des éléments qui le composent, celui-ci devient plus symétrique, mieux déterminé

1) Elle emploie le terme: longitudinales (EIMER).

et localisé." Puis elle traite le dessin des Névroptères planipennia. Elle y compte e. a. aussi les Panorpes et les fourmilions (*Myrmeleon*), *Ascalaphus* etc. Ces formes ont aussi le plus souvent des bandes transversales; les deux premiers ordinairement quatre; un nombre qu'on rencontre aussi chez *Nemoptera cora*.

En ce qui concerne les autres groupes: les Orthoptères, les Pseudonévroptères, les Hémiptères et les Diptères, on peut trouver dans tous ces ordres des formes à bandes transversales.

Des groupes examinés, les Ephémérides, selon l'opinion de l'auteur, sont les plus simples quant à la forme des ailes et à la disposition des nervures. C'est aussi dans ce groupe que nous rencontrons les dessins les plus primitifs et les plus simples. Les matières colorantes n'apparaissent que sur les nervures transversales et s'étendent en lignes parallèles du bord antérieur jusqu'au bord postérieur de l'aile.

Quelques bandes sont entrecoupées en zigzag par des réductions dans le système de nervures transversales.

Donc, chez tous les insectes, selon l'auteur, les bandelettes étroites transversales constituent le dessin le plus primitif. D'un côté ces bandelettes peuvent se fondre pour former des bandes plus larges ou de grandes taches et au dernier stade un dessin unicolore. Dans une autre direction le développement conduit à un dessin réticulé, tandisque quand la production de pigment devient moins grande, les bandes se décomposent en rangées de taches ou sont réduites dans leur longueur. Quand cette tendance se développe encore plus loin, les ailes deviennent incolores.

Une deuxième étude que nous avons déjà citée et qui vise une comparaison entre les ordres différents, est celle de De Meyere (52, 53).

Mais comme cette étude a été lue dans une assemblée, je dois me contenter d'un simple compte-rendu [1]). D'abord l'orateur parcourt l'ordre des Diptères; parce que la plus grande partie a des ailes incolores, il considère cet état comme primitif et il estime qu'un dessin déterminé dans cet ordre est un phénomène secondaire. Ensuite il indique les lignes différentes d'évolution

1) Quant à l'étude elle-même, je l'ai reçue plus tard (voir le dernier chapitre).

qui ont conduit à un dessin et comme, traitant des Lépidoptères, il accorde à peu près à cet ordre les mêmes directions d'évolution que pour les Diptères, je vais donner ici son schéma:

I Figures en rapport avec le contour de l'aile:
la coloration de la marge antérieure, de la pointe, de la racine de l'aile, de la marge postérieure.

II Figures en rapport avec le réseau des nervures:
la bordure des nervures transversales et des nervures longitudinales; la coloration du point de bifurcation, des extrémités des nervures longitudinales; la striation ou les taches le long de ces nervures; la formation d'un stigma, la formation des taches aux centres des cellules; des rangées de taches sur la bissectrice des espaces internervuraux (quand ces taches se divisent, il y a une double rangée).

III Figures plus ou moins indépendantes:
la formation des bandes transversales; l'assombrissement diffus; la coloration nuageuse; la formation d'anneaux (par la production de centres clairs dans les taches ou les bandes) et de petites taches translucides;

IV Coloration en teinte laiteuse ou blanchâtre, en grande partie tombant sous les cas susdits;

V Couleurs causées par des appendices particuliers:
des écailles chez les Culicides, des poils chez les Asilides, de petites barres ou grains chez *Psilopus anthracinus* et quelques Tripétines.

Il trouve très remarquable que quelquefois l'évolution dans une même famille, où se rencontrent des dessins, ait pris des directions diverses, mais surtout qu'il semble assez indifférent quelle direction fut prise, quand une formation de pigment se produisait.

Il rencontre, par exemple, dans les Tipulides tous les motifs possibles et de même dans les autres groupes comme: Anthracines, Tabanides, Trypétines, Ortalines, Lauxaniines etc.

Les Névroptères sont aussi, d'après cet auteur, divergents à l'égard de leur dessin au lieu d'être simples et uniformes. Beaucoup de directions présentes dans les Diptères se produisent aussi

dans les Névroptères; dans les Panorpides il observe des bandes transversales comme le motif le plus ordinaire.

Quant à l'opinion que cet entomologiste se formait du dessin des Lépidoptères, nous l'avons déjà indiquée.

B. Les opinions d'aujourd'hui sur le dessin primitif.

Nous avons vu dans l'Introduction deux theories contradictoires sur le dessin primitif.

Un des groupes d'investigateurs considère comme tel, un système de bandes transversales, qui s'étendent du bord antérieur jusqu'au bord postérieur.

A ce groupe appartiennent ou appartenaient e. a. EIMER, La Comtesse VON LINDEN et SMOLIAN.

Avec un aplomb extraordinaire EIMER avait donné ses „onze bandes" comme la clef qui résoudrait tout l'énigme du dessin.

„Diese von mir vorzuführenden Thatsachen sind derartige, dass auch Gelehrte, welche bisher ganz anderen Auffassungen huldigten und sich darin festgelegt haben, sich ihnen nicht werden entziehen können, obschon sie sich häufig am hartnäckigsten gegen das Neue wehren", dit-il dans son ouvrage: „Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen" (18).

Mlle VON LINDEN, quoiqu'elle ait défendu les opinions d'EIMER d'une manière magistrale, a dû abandonner enfin le nombre de „onze".

Mais dans les derniers temps SMOLIAN, comme nous avons vu, s'est attelé à la même tache et, coûte que coûte, il parvint à tirer de son matériel le nombre d'EIMER.

Quelle est la cause du phénomène que le pigment se dépose de préférence en bandes transversales?

Nous lisons dans l'étude (41) de la Comtesse VON LINDEN, qu'elle admet que cela s'explique par le cours de petits canaux très fins, des canaux sanguins, dont elle a pu démontrer l'existence au début de l'état chrysalidaire dans les ailes de quelques papillons.

Comme le sang conduit le pigment, les canaux sanguins sont

naturellement les endroits destinés d'avance au dépot du pigment. Dans un seul cas, chez *Papilio podalirius*, elle vit, au début du développement des ailes chrysalidaires, outre les canaux sanguins dans les nervures longitudinales, d'autres canaux qui étaient perpendiculaires à ces nervures. Elle vit des canaux analogues, mais très étroits, sur la bissectrice de quelques espaces internervuraux chez *Vanessa io* et *prorsa*. Cette disposition expliquerait les raies colorées longitudinales au milieu d'un espace internervural.

Pour l'auteur la présence des bandelettes est donc liée au cours des canaux sanguins.

Chez les Bombycides elle croit avoir trouvé une autre cause de la disposition du dessin, c'est ici le relief de l'aile et ce relief est la conséquence du relief de l'abdomen. Elle trouve sur la chrysalide de *Bombyx quercus* des parties renfoncées, correspondant aux parties enfoncées de l'abdomen, aux endroits entre les anneaux. Une bande claire correspond aux parties enfoncées de l'aile, les champs obscurs correspondent aux parties élevées.

Ce relief aurait changé la distribution du sang et aurait donc influencé sur la pigmentation.

Et enfin, elle admet ce que d'autres auteurs aussi avaient déjà prétendu, que quelques figures se seraient produites par le contact avec les organes colorés qui se trouvent au dessous de l'aile et qui auraient donné leur pigment aux organes superposés.

Il ne serait pas juste de ne pas mentionner la tentative de Gebhardt (22) d'expliquer la disposition du dessin par voie physico-chimique.

Il ne voit dans les bandes transversales et longitudinales et dans celles qui environnent les taches en forme d'œil, que des anneaux de Liesegang. Ce savant a pris une masse gélatineuse, imprégnée d'une certaine matière chimique et il a fait diffuser dans cette masse à partir d'un point déterminé une autre matière chimique, qui forme un précipité avec la première.

Ce précipité se dépose en anneaux concentriques autour du point de départ et on voit une alternation régulière des parties où ce précipité s'est amassé avec celles où il ne se forme pas.

Ces phénomènes, qui, selon LIESEGANG, renfermeraient l'explication de la coloration du minéral agate, donnent selon GEBHARDT l'explication de la coloration des papillons.

„Zur Zeit der Entstehung der Flügelzeichnung, also während der Puppenruhe, stellt der Schmetterlingsflügel in letzter Linie eine dünne Lage von Colloiden zwischen zwei wohl im wesentlichen als indifferent anzusehenden Chitinplatten dar. Die Zellgrenzen spielen für unsere Betrachtung keine Rolle,"

Cette manière de présenter un organe d'animal est à mon opinion un peu profane; de cette façon tout le corps ne serait „in letzter Linie" qu'un pâton de gelée dans une pellicule indifférente. S'il y avait une part de vrai dans cette façon de présenter les choses, les anneaux de LIESEGANG devraient s'étendre autour des canaux et des lacunes qui se rencontrent dans l'aile mais non avec la racine de l'aile comme centre.

Contraire à la théorie des bandes transversales, est celle qui considère les rangées longitudinales internervurales de taches comme les ornementations primitives. Parmi ceux qui défendent cette opinion on peut compter SPULER, MAYER, SCHRÖDER, DE MEYERE et il y a quelque temps aussi VAN BEMMELEN. *Zeuzera pyrina* est sous ce rapport une forme des plus primitives.

Quand je m'occupais d'après les conseils de M. le Prof. VAN BEMMELEN, d'examiner les dessins des Cossides, j'ai acquis la conviction que les traits transversaux, petites lignes qui s'étendent d'une nervure longitudinale à la voisine et qui sont placés pour la plupart perpendiculairement à ces nervures, devraient être considérés comme les éléments les plus primitifs.

Je présenterai dans un prochain chapitre les preuves que je pense pouvoir donner. J'ai déjà résumé mon opinion dans une étude qui a paru, il y a peu de temps, dans les Comptes-Rendus de l'Académie Royale des Sciences à Amsterdam (10).

En apparence les deux théories, celle d'EIMER c. s. et celle des autres, sont diamétralement opposées. Si nous partons cependant des traits internervuraux, les bandes d'Eimer et les rangées de taches de la partie adverse ne paraissent être que de petites

modifications du motif susdit, mais dans des directions différentes, de sorte que les deux parties n'ont qu'un seul pas à faire pour être parfaitement d'accord.

CHAPITRE II.

DESCRIPTIONS DE DESSINS.

A. Matériel et méthode.

Le matériel sur lequel j'ai fait mes observations, en ce qui concerne les Cossides aussi bien que les autres familles, se trouve en partie dans les belles collections de Lépidoptères paléarctiques de KALLENBACH et de DE BOER et KOOY au Laboratoire Zoologique à Groningue.

Pour une autre partie, je pouvais disposer du matériel de Cossides d'une collection que le Laboratoire avait acheté autrefois de STAUDINGER et d'une petite collection du Jardin Zoologique d'Amsterdam.

Grâce à la grande bienveillance de M. le Prof. DE MEYERE à Amsterdam, j'ai reçu quelques Trichoptères de sa propre collection, tandis que le Musée d'Histoire naturelle à Leyde m'a confié aussi quelques représentants de cet ordre. A tous ceux qui ont facilité mes études en me prêtant des spécimens j'exprime ici ma grande gratitude et surtout en premier lieu à M. le Prof. VAN BEMMELEN, qui m'a toujours aidé par sa vaste connaissance de la littérature et aussi sous beaucoup d'autres rapports.

Je ne puis pas non plus négliger d'adresser un mot de remerciement à M. VAN EGMOND, préparateur au Laboratoire, pour les belles photographies qu'il a faites.

Ma méthode de travail est assez simple; elle comprend l'analyse exacte du dessin pour parvenir à des conclusions en comparant les diverses analyses. Je crois que la méthode des descriptions minutieuses est la seule qui doive être suivie dans l'étude de la phylogenèse du dessin. Cette méthode est déja utile en tant que l'attention est attirée sur des détails qui plus tard paraissent avoir de la valeur et qui sans cela seraient négligés.

Les photographies des papillons ont été retouchées, mais toujours avec l'objet sous mes yeux, de sorte que je suis sûr que chaque raie ou tache se retrouve en effet sur l'individu.

B. La terminologie de l'aile.

En décrivant les dessins, je dois indiquer fréquemment des parties ou des nervures de l'aile. Et comme la nomenclature n'est pas toujours la même dans la littérature lépidoptérologique, nous donnerons, pour éviter toute équivoque, une courte description topographique de l'aile.

Aux deux ailes on peut distinguer:

1⁰ *le bord antérieur* ou *costal*,

2⁰ *le bord externe*,

3⁰ *le bord postérieur* ou *anal*.

Ces mots sont aussi employés par HANDLIRSCH, par exemple, dans le Traité d'Entomologie (68). On trouvera une autre terminologie dans OUDEMANS: De Nederlandsche Insecten" (55). Celui-ci parle dans le même ordre du bord antérieur, postérieur et intérieur. Dans l'étude de cet auteur, indiquée sous 56, il donne les termes: bord costal, extérieur et anal.

Le lieu d'insertion de l'aile au corps s'appelle la *racine*; là où le bord antérieur et extérieur s'unissent, se trouve le *sommet* de l'aile, et où le bord extérieur et postérieur se rencontrent: *la queue* de l'aile.

La membrane ailaire est soutenue par des nervures; entre ces nervures nous trouvons *les plis bissectrices.*

Les nervures sont pour la plus grande partie *longitudinales*, quelques-unes seulement sont *transversales.*

Nous placerons, comme COMSTOCK, le bord antérieur au même rang que les autres nervures, de plus parce que ENDERLEIN (17) a démontré qu'il peut contenir originairement une trachée bien développée.

Nous avons donc pour l'aile antérieure, en partant du bord antérieur:

1⁰ la *costa*, la nervure costale. [1])

---

1) J'ai emprunté en partie ces noms de HENNEGUY (28).

2° la *subcosta* (= I de Spuler), la nervure sous-costale; celle-ci ne se bifurque que rarement et aboutit dans le bord antérieur.

3° le *radius* (= II de Spuler), la nervure humérale, brachiale ou radiale; celle-ci a ordinairement cinq branches qui aboutissent en partie dans le bord antérieur, en partie dans le bord externe; la racine commune des quatre dernières avec ces branches elles-mêmes est nommée *le secteur de la radiale*; la première branche conserve le nom de radius.

4° la *media*, *mediana* ou *médialis* (= III de Spuler), la nervure médiane; de cette nervure la partie basilaire disparaît, excepté dans les papillons les plus primitifs (Hépialides, Micropterygides, Castniides), où cette partie se maintient.

La nervure médiane se divise ordinairement en trois branches.

5° le *cubitus* (= IV de Spuler), la nervure cubitale antérieure, qui se divise seulement une fois et aboutit donc en deux branches.

6° *Les nervures anales* (= V, α et β de Spuler); la seconde s'appelle aussi la nervure cubitale postérieure; la troisième porte dans ce cas le nom d'anale.

Celles-ci se dirigent vers le bord postérieur.

Les parties basilaires du radius et du cubitus limitent un champ, fermé plus ou moins par les nervures transversales. Ce champ c'est la cellule médiane ou discoidale ou area médiane.

Les surfaces ailaires qui sont comprises entre les nervures, ont reçu les noms de cellules ou areae.

La surface entière peut être divisée en deux parties qui, en vue du dessin, se comportent très souvent d'une manière différente.

Cette division a été proposée par Spuler, qui dénomma les deux parties par les termes: Spreiten- und Faltenteil, ce qu'on pourrait essayer de traduire en français par *partie limbaire* et *partie en éventail*.

La ligne de démarcation de ces deux parties est la nervure V de Spuler (la cubitale postérieure); Spuler comptait celle-ci encore à la partie limbaire. A la partie en éventail appartiennent donc les deux dernières nervures anales. Quoique Enderlein ait démontré que cette division, ontogénétiquement parlant, à cause de

la disposition des nervures, n'ait point droit d'existence et qu'il n'y ait pas de limite entre la média et le cubitus, j'employerai néanmoins par la suite les termes susdits, parce que la partie en éventail, en ce qui concerne le dessin, se comporte tout autrement que le reste de l'aile.

La nervure qui suit le cubitus, est souvent oblitérée et remplacée par un pli. Présente, nous la nommerons nervure anale I (= V de SPULER), absente nous parlerons du pli anal.

Dans les Cossides on peut rencontrer aussi bien la nervure que le pli; le dernier, par exemple, chez *Langsdorfia* et *Acousmaticus* (61).

Le réseau de nervures de l'aile postérieure correspond à celui de l'aile antérieure; seulement le radius a deux branches au lieu de cinq. (Exceptions: les Hépialides et Microptérygides, où il y en a cinq.)

Dans l'aile antérieure nous avons donc:

C, SC, R_1, R_2, R_3, R_4, R_5, M_1, M_2, M_3, Cu_1, Cu_2, An_1, An_2, An_3.

Dans l'aile postérieure ordinairement:

C, SC, R_1, R_2, M_1, M_2, M_3, Cu_1, Cu_2, An_1, An_2 et An_3.

C. La famille des Cossides.

Les Cossides, appelées aussi Zeuzérides, comprennent, selon KIRBY (33) et SEITZ (69) environ quarante genres et plus de 200 espèces; à peu près chaque année ce chiffre s'accroit par un certain nombre de nouveaux genres et de nouvelles espèces (voir SCHAUS (64), ROTHSCHILD (62)). Les chenilles vivent dans le bois; de là le nom allemand: „Holzbohrer" et le nom vulgaire: Cossus ronge-bois pour une des espèces (*Cossus cossus*).

Aussi LYONET (46), qui en 1760 donna un traité anatomique de la chenille de *Cossus cossus*, la nomme-t-il „la chenille qui ronge le bois de saule."

D'après SEITZ et KIRBY la famille a ses représentants répandus par toute la terre — 50 à 60 espèces dans la Région paléarctique et américaine; un peu plus dans la Région indo-australienne et un peu moins dans la Région africaine, quoique dans

cette dernière partie de monde, il se trouve sous ce rapport encore beaucoup de „terra incognita".

Quelques espèces sont rares, d'autres, comme *Zeuzera* se trouvent dans une grande partie du globe et sont très communes.

KIRBY donne la diagnose suivante:

Larva: almost naked, with a few scattered hairs; boring galleries in growing wood, or living in reeds.

Pupa: Formed in galleries, and furnished with spines by which it can push itself forward; sometimes enclosed in a cocoon of wood or silk.

Imago: of moderate or large size, with the mouth-parts rudimentary, the antennae pectinated to the middle or to the tip, at least in the males (d'après SCHAUS il y a aussi des mâles avec des antennes non-pectinées, par exemple *Miacora*), frenulum present, consisting of several bristles in the female; cells of all the wings bisected by a nervure, which forms a shorter or longer fork towards the extremity; fore-wings with an accessory cell above the upper extremity of the discoidal cell; hind-wings with three submedian nervures. Body very stout, or long and tapering; female provided with an ovipositor.

1. *Cossus cossus* L.

(Pl. VI, fig. 1—7)

Le dessus de l'aile antérieure.

Nous trouvons le long du bord antérieur un plus ou moins grand nombre de traits transversaux foncés; ceux-ci se prolongent quelquefois à travers quelques cellules et se présentent comme de petites barres parallèles, qui cependant ne sont pas tout à fait droites, mais dont les fragments, dont elles sont composées, peuvent être plus ou moins courbés. Quelques-uns de ces traits sont assez foncés, d'autres, au contraire, plus clairs, tandis que les espaces qui restent entre ces barres sont colorés d'un brun grisâtre ou d'un gris blanchâtre.

Quelquefois les barres claires et foncées alternent régulièrement,

quelquefois on ne peut remarquer aucune régularité; dans le premier cas nous trouvons à plusieurs reprises deux traits foncés, séparés par un champ plus clair avec une bande un peu plus foncée au milieu; dans le dernier cas nous observons souvent un grand nombre de traits parallèles de la même teinte, très rapprochés l'un de l'autre.

La plus grande partie de la surface ailaire est ornée de traits foncés analogues qui se maintiennent toujours dans le cours des nervures; ils s'étendent d'une nervure longitudinale à la voisine, sont placés perpendiculairement à ces nervures ou forment un autre angle avec celles-ci. Quelques-uns sont un peu courbés, d'autres sinueux ou ramifiés, ou bien une barre de jonction se produit ça et là entre deux de ces traits.

Les traits ne sont pas partout de la même largeur; quelques-uns sont plus larges au bout, d'autres au milieu; ils ne sont pas non plus du même coloris. Quelques-uns sont presque noirs et marqués distinctement, tandis que d'autres sont plus effacés et sautent peu aux yeux. Dans le champ basilaire ils ne sont pas si développés, quoiqu'ils n'y manquent pas tout à fait.

Le bord postérieur est orné d'un motif analogue; on y trouve aussi une alternation d'éléments plus clairs et plus foncés. Ce qu'on voit du premier coup d'œil, c'est que certains traits transversaux ont une tendance à se joindre pour former des lignes transversales, qui parcourent une plus ou moins grande partie de l'aile. Chez *Cossus* ces lignes ne sont pas très constantes; ordinairement il y en a trois. Dans un des exemplaires les lignes étaient si peu développées qu'elles échappaient presque à l'attention (Pl. VI, fig. 5).

Dans un autre exemplaire la ligne la plus longue, celle du milieu, s'était rompue et les deux bouts avaient glissé, pour ainsi dire, l'un contre l'autre. Dans un troisième se trouve à la place de cette ligne une bande bornée des deux côtés par une ligne tandis que l'espace interjacent est coloré d'un ton assez foncé. La plus longue de ces lignes s'étend sur une partie assez importante de l'aile, quoiqu'elle ne soit pas complète; un certain

nombre d'autres lignes au contraire ne parcourent que deux ou trois espaces internervuraux.

Ces lignes paraissent être composées de fragments qui se restreignent à un seul espace. Ces fragments sont plus larges que les autres traits internervuraux du dessin. Quelquefois ils sont accompagnés d'une bordure blanche, de sorte qu'ils deviennent plus distincts.

La direction peut varier aussi; tandis que dans un exemplaire assez clair de la collection de KALLENBACH la grande ligne médiane et la petite qui commence environ au sommet de l'aile antérieure font un angle assez grand, ces deux lignes étaient à peu près parallèles dans un autre, un très bel exemplaire de la collection de DE BOER et KOOY.

Dans une partie de l'aile, le long du bord externe, nous trouvons un autre motif: le motif réticulaire. En s'éloignant des nervures, les traits se courbent et s'unissent dans l'espace internervural pour former une maille. Des coins de cette maille d'autres traits colorés prennent naissance, pour enfermer d'autres espaces polygonaux. Les dimensions des mailles ne sont pas du tout toujours les mêmes; tantôt elles occupent la moitié de la hauteur d'une cellule; tantôt un tiers ou un quart. Souvent on ne peut pas constater de régularité.

De même que les traits transversaux, le réseau coloré peut avoir également des teintes diverses entre le brun-clair et le noir. L'espace enfermé est souvent blanchâtre, tandis que le centre peut avoir un coloris plus foncé.

Quand on compare les ailes de différents exemplaires entre eux, on ne remarque pas seulement que les réseaux colorés de deux cellules homologues peuvent être très différents, mais on voit aussi qu'un des exemplaires peut posséder dans une cellule déterminée le motif réticulé, tandis que dans la même cellule de l'autre le motif des traits internervuraux transversaux se rencontre.

Nous avons vu que ces deux motifs se partagent la surface de l'aile; l'étendue de chacun n'est pas toujours la même, quelquefois le réseau coloré occupe toute la moitié distale de l'aile, dans un

autre exemplaire il se borne à une marge le long du bord externe. En ce qui concerne la couleur du fond, celle-ci est principalement d'un gris foncé. On peut observer une tendance à la formation de champs colorés de diverses nuances.

Le champ basilaire est blanchâtre aussi bien que la pointe et une marge le long du bord externe, tandis que la partie moyenne est colorée d'une teinte plus foncée. Dans les différences de nuances entre ces trois parties il y a toutes sortes de variations.

Le champ moyen foncé s'élargit dans la direction du bord postérieur et est délimité en dehors par la grande ligne noire, dont nous avons parlé; la délimitation en dedans est moins marquée et beaucoup plus incomplète.

Dans la partie postérieure de ce champ on remarque quelques taches blanchâtres.

Aux bouts des nervures, pour une grande partie sur la frange du bord externe, nous rencontrons des taches assez vagues, mais très régulières avec un centre blanchâtre. Ces taches sont évidemment en rapport avec le réseau coloré.

Le dessus de l'aile postérieure.

Le dessus de l'aile postérieure est moins différencié que celui de l'aile de devant, et a une teinte plus égale. Sur le fond brun-gris, qui est seulement un peu plus clair sur la marge externe, on trouve un dessin plus ou moins distinct, qui en tout cas saute moins aux yeux que celui de l'aile antérieure. En général cependant, les dessins des deux ailes ont beaucoup de ressemblance et varient d'une façon analogue. Quand nous trouvons sur l'une des ailes une grande extension du motif réticulaire, nous rencontrons la même chose sur l'autre aile. Dans la direction de la racine tout ornement disparaît. Cette partie est couverte d'écailles élongées en forme de poils et partout où ce cas se produit, un dessin unicolore se montre généralement. La partie en éventail de l'aile présente peu de traces de dessin, on les rencontre seulement dans le voisinage de la partie limbaire. Ce qui est remarquable, c'est que la marge antérieure de l'aile postérieure est

ornée de la même manière que celui de l'aile antérieure, quoique le dessin soit un peu moins complet et moins distinct.

Le dessous de l'aile antérieure.

Tandis que le dessus de l'aile de devant a un dessin plus marqué que celui de l'aile de derrière, quant au dessous nous avons le cas inverse. L'aile antérieure est terne, excepté la marge antérieure, qui a le même caractère que sur la face supérieure, peut-être encore plus distinct.

Le dessin de la partie distale du dessous ressemble jusque dans les détails les plus minutieux à celui du dessus, excepté quant à la netteté des contours et à la clarté de la teinte. On peut constater facilement cette ressemblance en observant le lépidoptère contre la lumière.

La marge antérieure possède aussi des taches avec des centres colorés plus clairs; ces taches sont ici un peu plus distinctes qu'au dessus; la marge postérieure porte l'ornementation des traits transversaux. La partie proximale de l'aile est unicolore, le dessin se développe de plus en plus du dedans au dehors.

Les mêmes lignes se rencontrent ici.

Le dessous de l'aile postérieure.

Ici c'est surtout la marge costale qui est ornée de traits transversaux, marqués aussi distinctement que ceux de l'aile antérieure, prévalant même quelquefois encore en régularité. Du reste le dessin est ici plus net qu'à la face inverse, parce que la couleur de fond est la même teinte grisâtre que celle du dessus de l'aile de devant.

2. *Cossus palmaris.*

(Pl. VI, fig. 8).

Équateur.

Collection de Staudinger.

Le dessus de l'aile antérieure.

La couleur principale est blanche; l'ornement est brun foncé.

Le motif réticulaire prédomine et est tracé avec une grande perfection à la partie distale de l'aile le long du bord externe.

Les mailles du lacis sont assez petites; quelquefois elles occupent la moitié, quelquefois le tiers ou le quart d'un espace internervural; il n'y a pas de régularité sous ce rapport. Nous rencontrons le même motif le long du bord postérieur, quoiqu'on puisse observer ici une tendance à la formation de barres transversales. Le dessin produit une impression toute différente de celui de l'autre partie de l'aile, parce que les écailles ne sont pas couchées à plat, mais se dressent un peu, de sorte que le dessin a un aspect embrouillé (fig. 1).



Fig. 1. Quelques écailles de *Cossus palmaris* entre An_1 et An_2.

Dans la partie proximale le dessin est souvent vague ou quelquefois presque entièrement absent. Dans d'autres endroits les lignes du réseau coloré se sont tellement élargies qu'il n'est rien resté de l'espace des mailles; de cette manière se forment de larges parties brunes dont quelques-unes constituent une bande plus ou moins continue et pour la plus grande partie transversale; la bande change de direction près du sommet de l'aile. Ses contours sont irréguliers. Elle est bornée irrégulièrement. Les bandes des deux ailes ne sont pas tout à fait semblables; de petites différences se produisent; nous trouvons, par exemple, sur l'une des ailes des mailles situées à côté de la bande, tandis que sur l'autre aile les mailles correspondantes y sont incorporées.

Cette bande s'étend parallèlement au bord externe et se compose ici de fragments entre les nervures, se courbe ensuite vers la racine et en avant, pour se prolonger parallèlement aux nervures longitudinales.

Deux branches vagues s'en écartent en avant et en arrière.

Dans la cellule R_3—R_4 (fig. 2) nous voyons une tache particulière en forme de poutrelle transversale, qui est assez irrégulière et en rapport évident avec le réseau du dessin.

Tandis qu'une partie du réseau s'est noircie pour former la poutrelle, le reste s'est à peu près effacé; comme la figure l'indique, la poutrelle montre encore très distinctement son origine par les petites dentelures et les traits transversaux qui ornent son contour.

La marge antérieure a une rangée de barres transversales foncées sur un fond blanc, qui montrent une alternation régulière



Fig. 2. Cellule R_3—R_4 de *Cossus palmaris.* Dessus de l'aile antérieure gauche.

de larges et d'étroites. On peut observer que les barres larges se composent d'un certain nombre de stries plus fines.

Les taches marginales nervurales sont très distinctes.

Le dessus de l'aile postérieure.

Est semblable à celui de l'aile antérieure, mais brunie sur une grande partie de la surface. Evidemment ce brunissement n'est pas la conséquence d'un simple élargissement des mailles du réseau, les espaces enfermés aussi se sont assombris en plusieurs nuances, de sorte qu'on peut rencontrer toutes les teintes intermédiaires entre la couleur blanche que nous trouvons dans les mailles de la marge externe et le brun qui occupe la partie moyenne de l'aile, et qui se présente comme une large bande, depuis la partie en éventail jusqu'au sommet de l'aile.

Cette partie en éventail est aussi colorée en brun.

La région, le long du bord antérieur, est blanche et ornée seulement sur la marge de traits caractéristiques.

Les dessous des deux ailes.

Les dessous possèdent le même dessin que les dessus; les différences les plus remarquables sont causées par la disposition et la forme des écailles.

Sur l'aile antérieure les écailles de la partie moyenne sont remplacées par des poils. La même chose, mais à un moindre degré, se retrouve dans la partie analogue de l'aile de derrière.

Les marges antérieures de l'aile de devant comme de l'aile de derrière ont un dessin bien marqué et les taches marginales nervurales sont très grandes et bien limitées, surtout dans l'aile postérieure.

Si l'on place le lépidoptère devant la lumière, on voit que les dessins des dessous et des dessus se couvrent complètement, aussi irréguliers qu'ils puissent être. L'image de chaque barre se réfléchit de l'autre côté.

Une particularité de ce *Cossus* sautant aux yeux, est la disposition variable des écailles sur les différentes parties de la surface ailaire; et parce qu'elle change le caractère du dessin, nous devons en dire quelques mots.

Dans la partie distale de l'aile antérieure (dessus), les écailles sont placées comme on le trouve ordinairement chez les lépidoptères, d'une manière imbriquée comme les tuiles d'ardoise sur un toit; ces écailles sont ovales, oviformes ou presque circulaires, et deviennent plus étroites dans la direction du bord de l'aile. Mais dans la direction vers la racine nous voyons se manifester d'autres écailles, qui sont plus grandes, longuement pétiolées et cunéiformes avec leur bord supérieur souvent tronqué en ligne droite ou échancrée (fig. 1). Elles ne sont pas couchées à plat, mais se tiennent plus ou moins debout et quelque peu pêle-mêle. Quelques-unes s'élèvent en haut sur les autres. Quelques écailles brun-fumée assez étroites et pourvues d'une longue pétiole, produisent une impression particulière parmi les blanches et cunéiformes. Près de la racine elles prennent de plus en plus la forme de poils, quoique la forme en coin soit encore évidente.

Nous pouvons donc distinguer trois types quant à leur forme et à leur position.

a: Ecailles imbriquées;

b: Écailles plus grandes, plus larges et plus embrouillées, se tenant plus ou moins debout;

c: Écailles en forme de poil.

L'oeil nu est déjà en état de distinguer les trois types.

La partie ailaire, munie d'écailles comme sub *a* se produit comme une surface plane; la partie couverte des écailles nommées sub *b*, présente un aspect hérissé; on peut reconnaître le troisième type à son luisant soyeux caractéristique.

Dans l'aile postérieure le deuxième type n'est pas représenté; la position et la forme des écailles est ici comme à l'ordinaire et seulement la partie en éventail possède le type *c*.

Le dessous de l'aile antérieure est couvert, dans sa partie moyenne, d'écailles en forme de poil. Dans la direction du bord externe nous remarquons quelques-unes du type *b*, et plus rapproché de ce bord l'implantation imbriquée ordinaire.

Ça et là on voit entre les écailles susdites quelques-unes d'une forme beaucoup plus différente; elles aboutissent en quelques pointes fines et doivent être considérées probablement comme des écailles odorifères.

3. *Cossus* sp.

(Pl. VI, fig. 9).

Collection de Staudinger.

Le dessus de l'aile antérieure.

La couleur de fond est d'un gris jaunâtre, celle du dessin d'un brun terne. La différence entre les deux teintes n'est pas si grande que dans les cas ordinaires.

La marge antérieure possède des traits transversaux, assez distincts, qui ne dépassent pas la sous-costale.

On rencontre le même motif dans les cellules voisines, mais la plus grande partie de la surface ailaire est occupée du réseau coloré. Ce réseau présente beaucoup de transformations; quelquefois une partie s'est assombrie et les figures obscures, formées de cette manière dans des cellules différentes, s'unissent pour former une

bande incomplète, entrecoupée par les nervures longitudinales. Cette bande incomplète se prolonge non loin du bord externe et parallèlement à celui-ci. La continuation est une sorte de bande longitudinale et irrégulière qui s'étend dans la direction de la racine. Dans cette dernière figure la couleur de fond s'est rapprochée plus de celle du dessin qui est encore assez distinct.

Nous rencontrons le long de cette bande quelques taches plus claires, parties du réseau, apparemment, dans lesquelles le dessin est plus ou moins oblitéré.

La marge postérieure aussi est ornée du motif réticulé; pourtant les éléments transversaux prédominent.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est d'une teinte plus terne que le dessus de l'aile de devant; dans quelques cellules les éléments du réseau se sont élargis et les parties avec la couleur de fond ont disparu à peu près.

La partie en éventail n'est pas ornée.

Comme dans l'aile de devant il y a quelques parties claires, remplies du motif réticulé.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure est dessinée de traits. La région distale est ornée distinctement et présente le même dessin que le dessus. Dans la région proximale les écailles ont été remplacées par des poils et le dessin s'est oblitéré.

Le dessous de l'aile postérieure.

Le dessin est mieux développé qu'au dessus. Dans les cellules qui sont brunies, les taches claires sont assez nettes, elles forment souvent ce qu'on pourrait nommer: une ornementation nuageuse. Dans quelques cellules non loin du bord antérieur, on observe des transitions entre les traits et le réseau. La partie en éventail, surtout le long du bord postérieur, est colorée uniformément.

4. *Cossus* sp.

(Pl. VI, fig. 10).

Equateur. Collection de Staudinger.

Le dessus de l'aile antérieure.

La couleur de fond est blanche, le dessin brun. Dans le dernier nous retrouvons d'abord les traits internervuraux, mais en petit nombre peu rapprochés l'un de l'autre et en toutes sortes de modifications de teinte; les uns sont droits, les autres arqués; les uns se rattachent avec leurs bouts aux nervures, les autres n'y parviennent pas.

Quelques-uns de ces traits se sont élargis au milieu et devenus plus étroits aux bouts; ils sont donc souvent quelque peu plus courts que les traits communs et tout à fait libres des nervures. De cette manière ils prennent la forme de taches comme nous les trouverons plus tard chez *Zeuzera pyrina.*

Sur l'aile antérieure s'étend, comme chez *Cossus palmaris*, une bande irrégulière longitudinale partant à peu près de la racine et se prolongeant jusqu'au bord externe. Les bords de cette bande ne sont pas égaux, mais pourvus de dents des deux côtés, les restes évidemment des traits internervuraux dont elle s'est développée. Les traits se sont élargis, sans doute, jusqu'à ce qu'ils se soient fondus l'un dans l'autre en formant la bande brune. On peut remarquer cela très distinctement sur l'aile postérieure, où se trouve une bande analogue, mais l'origine en peut être aussi assez bien distingué sur l'aile antérieure.

Il est bien curieux que les taches de la marge antérieure, des bouts des nervures et sur la marge postérieure aient l'air bien différent des autres taches: phénomène que nous rencontrons de nouveau chez *Zeuzera pyrina* et qu'on trouve aussi chez les Hépialides, où Van Bemmelen y a appelé l'attention. Les taches marginales sont d'un coloris plus foncé, elles tirent au noir.

Les taches de la marge antérieure ne sont pas toutes de la même forme; surtout, quant aux dimensions, il y a des différences importantes.

On peut remarquer facilement que les taches les plus grandes ont pris origine de la fusion de plusieurs plus petites.

Partant de la racine, la marge antérieure est ornée dans l'exemplaire examiné des parties claires et foncées suivantes :

1⁰ une partie courte et claire ;

2⁰ une tache, longue et foncée renfermant ici et là une partie plus claire, ce qui révèle encore son origine multiple;

3⁰ une partie blanche avec 2—5 traits courts en forme de points ;

4⁰ une tache foncée, composée de plusieurs traits ;

5⁰ une partie blanche avec quelques taches plus ou moins grandes.

La marge postérieure porte un nombre de raies assez courtes qui sont placées l'une près de l'autre.

Le dessus de l'aile postérieure.

Le dessin montre quant aux points principaux une grande ressemblance avec celui de l'aile antérieure ; en détails les deux dessins diffèrent. Le premier est plus vague sauf les taches terminales, qui sont aussi foncées que sur l'aile antérieure. La bande longitudinale qui est assez large, paraît avoir tiré son origine dans cette aile de traits transversaux qui se sont élargis ; nous trouvons au moins au bout de la bande des figures plus ou moins indépendantes et qui ont l'air de traits élargis, tandis que les espaces, délimités par ces figures, ont une couleur plus foncée que le reste de l'aile. Par conséquent ils produisent un enchaînement des éléments. Tandis qu'il y a dans nombre de détails de petites différences entre les deux ailes, les dessins des dessus et des dessous (sans faire attention à la plus ou moins grande clarté), sont parfaitement les mêmes ; excepté là, où les écailles ont fait place aux poils ; dans de tels endroits les figures du dessin ne sont présentes que du côté de la face écailleuse. C'est pourquoi l'on peut remarquer sur la face supérieure quelques taches dans le champ basilaire entre la cubitale et l'anale, qu'on ne retrouve pas sur la face inférieure.

Quant à ses autres particularités l'aile postérieure possède une tache pigmentée à la marge antérieure dans sa partie distale et

plus avant dans la direction de la racine une partie sans dessin.

La partie en éventail est colorée d'un brun égal; la frange est blanche.

Le dessous.

La surface inférieure présente un dessin plus vague, surtout dans la partie près de la racine, où les écailles sont en partie remplacées par des poils.

5. *Cossus terebra* F.

Collection de KALLENBACH.

Le dessus de l'aile antérieure.

Le dessin a beaucoup de ressemblance avec celui de *Cossus cossus*; la couleur est d'un gris plus pur.

Le motif principal est celui des traits transversaux avec toutes leurs différentes modifications: bifurcation, jonction, formation de lignes transversales, affaiblissemeut et assombrissement à tour de rôle et aussi formation du réseau coloré. En général nous trouvons ici des traits plus droits que chez *Cossus cossus.*

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est gris avec très peu d'ornementation.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure est ornementée distinctement. Dans la partie distale le dessin correspond avec celui du dessus, quoique moins distinct.

Le dessous de l'aile postérieure.

Le dessin est un peu plus distinct que celui du dessus; principalement le motif réticulé y apparaît.

6. *Cossus modestus* Stgr.

Collection de KALLENBACH.

Le dessus de l'aile antérieure.

Grisâtre avec des traits transversaux, dont quelques-uns sont

plus distincts, d'autres marqués plus faiblement. Quelques bandes peuvent être observées. Au milieu se trouve une figure d'une forme capricieuse composée de fragments de bandes et de traits transversaux qui se sont joints d'une manière particulière.

Non loin du bord externe se prolonge une bande qui est double dans sa partie antérieure; comme quelques-uns des fragments internervuraux sont un peu arqués, des figures en forme de ( ) se sont produites.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est d'un blanchâtre monotone.

Les dessous des deux ailes.

Le dessous possède peu d'ornementation; les marges antérieures ont des écailles grises et brunes entremêlées.

7. *Zeuzera pyrina* L.

Europe. Six exemplaires dont quatre dans la collection de KALLENBACH.

Le dessus de l'aile antérieure.

La couleur de fond est blanche; le dessin consiste en rangées de taches dans les espaces internervuraux; ces taches sont noires avec un éclat métallique. Dans chaque cellule il y a seulement une rangée, ainsi que dans celles du champ discoïdal. Ces taches sont ordinairement ovales ou rondes, quelquefois un peu rétrécies, mais toujours à bouts arrondis; elles n'atteignent pas les nervures longitudinales. Ça et là on distingue la jonction de deux taches; une tache en forme de V, Λ ou X prend alors naissance. Elles sont rangées en général de telle manière que leur axe long est perpendiculaire aux nervures longitudinales; mais l'axe de quelques-unes est placé un peu obliquement. La teinte de toutes ces taches n'est pas toujours la même; dans un exemplaire les taches ont un coloris foncé, dans un autre le coloris semble affaibli. Il est curieux que dans ces derniers exemplaires les taches marginales conservent leur pigment, elles sont différen-

ciées quelquefois encore plus; dans un des exemplaires quatre taches de la marge postérieure s'étaient fondues; l'origine quadruple était encore bien visible.

Les taches de la cellule costale s'unissent quelquefois avec celles des cellules adjacentes; celles de la marge externe sont intéressantes, en ce point qu'elles sont les seules qui soient situées sur les nervures longitudinales.

Autour de la nervure discoïdale s'étend un champ blanc; cette nervure n'est pas colorée dans la majorité des cas; mais dans un seul exemplaire je remarquais ici une petite barre noire au dessus. Une telle absence presque complète de l'ornementation de cette nervure est sans doute remarquable, parce que chez la plupart des Lépidoptères elle appartient aux ornements les plus constants et même se produit quand les autres décorations sont tout à fait absentes.

Le nombre des taches n'est pas le même pour les différents exemplaires, quand on compare des cellules analogues, quoique les limites entre lesquelles les nombres se meuvent, ne soient pas très éloignées les unes des autres. On peut trouver les mêmes variations quant à la forme.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci possède un dessin analogue à l'aile antérieure.

Quelquefois, mais pas toujours, les cellules analogues ont le même nombre de taches.

Ordinairement elles sont plus pâles; exceptées celles de la marge antérieure.

La partie en éventail est toute blanchâtre; une trace de dessin peut être quelquefois observée.

Les dessous des deux ailes.

Les dessous ont le même dessin que les dessus.

Dans ce Lépidoptère je pouvais rechercher facilement la cause de la pâleur des taches. Dans les taches foncées (fig. 3) les écailles sont serrées; plus la tache est pâle, plus les écailles sont

clair-semées. Non seulement celles-ci sont placées plus loin l'une de l'autre, mais elle sont aussi plus étroites (fig. 4); par ces deux causes la membrane ailaire devient visible.

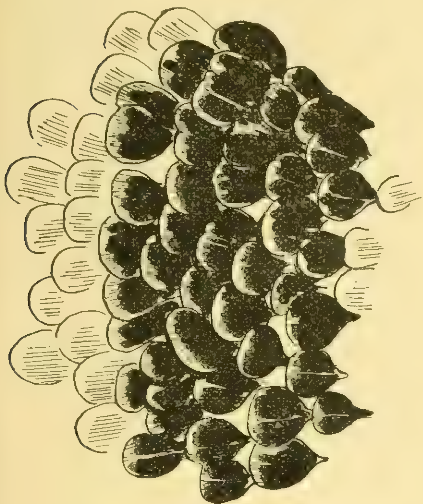


Fig. 3.
Une des taches foncées de *Zeuzera pyrina.*



Fig. 4.
Une des taches pâles de *Zeuzera pyrina.*

Sur les ailes dont les taches noires sont devenues plus pâles, les écailles blanches ont diminué également en nombre et en largeur.

8. *Zeuzera* sp.

(Pl. VII, fig. 2).

Bornéo. Collection du Jardin Zoologique d'Amsterdam.

Ce Lépidoptère a la même forme de *Zeuzera pyrina* mais le dessin, quoique composé de taches, est tout autre.

Le dessus de l'aile antérieure.

Dans la marge antérieure nous rencontrons 9 ou 10 taches à peu près rondes qui ne sont pas développées toutes au même degré. Une tache non loin du sommet dépasse quelques nervures. Une rangée de quatre s'étend sur la surface ailaire commençant près du sommet.

Ces taches ne sont pas situées *entre* mais *sur* les nervures, qu'elles dépassent des deux côtés.

Les nervures ornées de cette manière sont M_1, M_2, M_3 et Cu_1; la rangée est un peu arquée avec la convexité en dehors. Sur Cu_2 il y a aussi une tache, rapprochée du point de bifurcation. Dans le champ discoïdal on en rencontre 3 ou 4 à dimensions différentes, qui dépassent aussi les nervures. Sauf les taches indiquées et les taches terminales, toutes les autres sont internervurales. Entre le Cu_2 et l'An_1 on en remarque 4 ou 5, dont 2 ou 3 ont la forme de traits transversaux; les deux autres sont situées non loin de la racine.

Dans la cellule adjacente on peut encore en compter 5 et le long du bord postérieur encore 2 taches qui sont allongées. Les taches marginales nervurales sont bien développées. Toutes les taches sont noires avec un éclat de pourpre.

Le dessus de l'aile postérieure.

Pas de taches, excepté au bout de quelques nervures longitudinales.

Les dessous des deux ailes.

Les dessous sont dessinés comme les dessus.

9. *Duomites leuconotus* Walker.

Ceylan. Collection de Staudinger.

Le dessus de l'aile antérieure.

La couleur de fond est gris brunâtre, exceptée la pointe, qui est blanche comme la marge postérieure et la moitié postérieure de la marge externe. Cette marge a une limite intérieure capricieuse qui commence sur M_3, dépasse Cu_2 et ensuite se courbe dans la direction vers la racine, pour atteindre rapidement le cubitus de sorte qu'une mince partie du champ brun est située derrière cette nervure; puis la limite court dans une direction oblique en arrière presque jusqu'à An_2 pour, enfin, se diriger obliquement en avant jusqu'à la racine de la radiale. La limite est formée par des éléments foncés du dessin.

Une tache claire, mais indistinctement délimitée, est située dans le voisinage de la bifurcation de R_3 et R_{4+5}; on en rencontre une autre à la fin du champ discoïdal.

La marge antérieure a pour dessin un certain nombre de traits foncés qui se suivent sans beaucoup de régularité. Sur la partie restante le dessin se compose principalement de traits transversaux qui se tiennent nettement dans le cours des nervures.

Quelques-uns sont droits, la plupart sont courbés ou tortueux, élargis au milieu ou anastomosant. En dehors du champ discoïdal il y a entre M_1 et M_2 une tache noire, longitudinale et dentelée, apparemment composée de traits transversaux.

Dans la marge externe nous trouvons un réseau coloré de mailles irrégulières qui deviennent moins distinctes en arrière. En R_5—M_1 les lignes du réseau s'élargissent en forme de tache. Nous remarquons un cas analogue dans quelques traits du champ discoïdal.

Dans la marge postérieure il y a des traits qui se ramifient et s'anastomosent.

Les taches marginales nervurales peuvent être nettement distinguées; de même celles qui sont situées dans la partie blanche.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est d'un brun unicolore, avec une seule tache blanche à la marge externe non loin de la queue de l'aile. Le motif des traits domine également ici; quelques-uns d'entre eux ont la forme de sablier; en quelques endroits un réseau coloré se produit. En général la teinte des éléments du dessin est plus terne et c'en est le même avec la couleur de fond. La partie en éventail est incolore.

Dans Seitz (69) il y a une image d'un exemplaire de ce Lépidoptère qui a beaucoup de ressemblance avec le mien; la partie blanche de la marge externe s'étend un peu plus en avant et les taches claires sont plus grandes et plus distinctes.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure est dessinée plus nettement qu'au dessus;

la couleur de fond est la même qu'à la face supérieure; la marge blanche externe ne se prolonge pas si loin en avant et n'accompagne pas tout le bord postérieur.

(Une partie de la marge postérieure est invisible, couverte par l'aile de devant).

La surface ailaire inférieure possède la même ornementation que la face supérieure, mais moins distincte.

Le dessous de l'aile postérieure.

Apparemment la marge antérieure est d'une couleur uniforme; mais en réalité elle a les mêmes figures qu'au dessus.

10. *Xyleutes pyracmon* Cram. ♂.

Équateur. Collection de STAUDINGER.

Le dessus de l'aile antérieure.

La marge antérieure présente:

a, une grande tache, brune, longitudinale;

b, une partie blanche avec environ cinq points foncés;

c, une tache noire, un peu plus grande;

d, une partie blanche avec 3 ou 4 petites taches.

Sur l'aile s'étend, un peu en zigzag, une bande irrégulière, longitudinale, qui commence dans la cellule R_4—R_5 et qui, en M_3—Cu_1, prend une direction vers la racine pour se courber un peu plus tard en arrière. La bande trahit distinctement dans la partie distale sa cohérence avec le réseau coloré et plus intérieurement avec les traits internervuraux.

Nous remarquons ces éléments encore attachés aux côtés de la bande.

Cette bande approche la tache brune sub *a*, mais en est séparée par un espace avec une petite tache et quelques traits.

Devant la nervure anale il y a une tache qui a tiré évidemment son origine du réseau.

Les autres parties de la surface sont ornées de traits bruns ou des fragments de réseau coloré; les derniers dans la partie distale, les premiers dans la partie proximale. Entre ces deux motifs il

y a de belles figures intermédiaires; on les voit, par exemple, dans la cellule Cu_2—An_1 dans l'aile gauche; d'abord on y voit un certain nombre de barres droites, puis quelques-unes plus sinueuses avec des anastomoses et ensuite le motif réticulé. On rencontre les mêmes formes intermédiaires dans la cellule R_5—M_1.

La couleur de fond est blanchâtre.

Les taches marginales nervurales sont présentes, mais pas très nettes, ce qui pourrait être la suite du mauvais état de mon exemplaire. La tache de la seconde nervure anale (An_2) est encore la plus visible.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci a beaucoup de ressemblance avec le dessus de l'aile de devant: la bande longitudinale est plus claire et moins distincte: raison pour laquelle la cohérence avec les motifs simples du dessin n'est pas seulement visible aux côtés, mais aussi à l'intérieur. La partie en éventail est partiellement claire, partiellement sombre: la marge antérieure est colorée blanche, mais possède encore des traits distincts.

Le dessous de l'aile antérieure.

Le même dessin que le dessus: les éléments des deux faces se couvrent parfaitement. Dans la partie moyenne le dessin est moins net. La marge antérieure est ornée avec la même netteté que celle du dessus. Une des taches démontre son origine de traits transversaux. La marge postérieure a une ornementation moins nette.

Le dessous de l'aile postérieure.

L'ornement de la marge antérieure est bien développé: un trait noir, large en forme de coup de pinceau longe la sous-costale; les traits transversaux sont très typiques dans la cellule M_1—M_2 de l'aile droite.

11. *Xyleutes* sp. ?

(Pl. VII. fig. 5 et 6).

Océanie. Collection du Jardin Zoologique d'Amsterdam.

Cette espèce semble être identique avec *Xyleutes d'Urvillei*, en

jugeant d'après les images de HERRICH-SCHAEFFER (30, fig. 162—164).

Le dessus de l'aile antérieure.

Les nervures, ou mieux, les écailles qui couvrent les nervures, sont colorées brun de cuir. Près de la racine la cellule costale est élargie, parce que le bord antérieur est arqué en avant. Les traits transversaux foncés qui sont placés à des distances assez régulières dans cette partie élargie, sont un peu ramifiés et anastomosant. Les traits dans les autres cellules se tiennent nettement dans le cours des nervures et les cellules SC—R_1 et R_2—R_3 montrent que les figures d'une certaine cellule n'ont pas de rapport avec celles d'une cellule adjacente. Dans les parties distales de R_2—R_3 et R_3—R_4 on voit les traits transversaux se modifier en réseau.

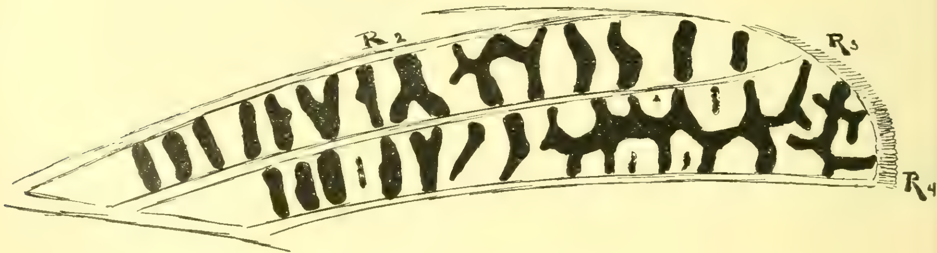


Fig. 5.
Fragment de l'aile antérieure de *Xyleutes* sp. (*d'urvillei*?) ♀. Transitions des traits en réseau coloré.

Dans la cellule R_2—R_3 cette transformation a lieu de la manière suivante (fig. 5). D'abord on remarque un certain nombre de traits non ramifiés, puis un en forme de V; le trait suivant est simple; suivent alors deux figures dont l'une a la forme de la lettre Y avec l'ouverture en bas et l'autre est formée de quelques traits avec des jonctions; dans la partie la plus distale on voit de nouveau quelques traits simples.

Dans la cellule adjacente le réseau se complète un peu plus; nous voyons ici deux rangées de mailles, tandis que la ligne de délimitation de ces deux rangées est un peu élargie et devenue

plus pigmentée. Dans les espaces des mailles nous trouvons quelquefois un trait raccourci ou un centre plus clair que le réseau, mais plus foncé que le reste de l'espace enfermé de la maille.

Au bord externe la régularité disparaît.

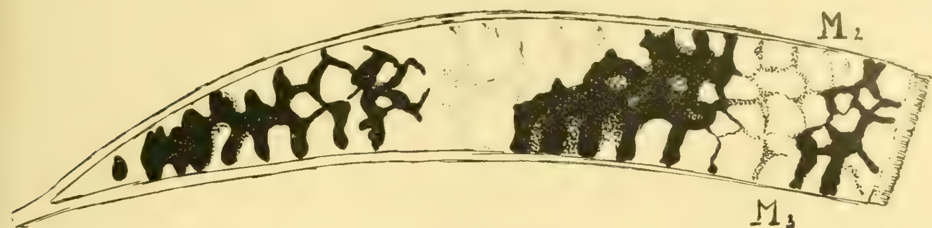


Fig. 6.
Fragment de l'aile antérieure de *Xyleutes* sp. (*d'urvillei*?) ♀.

Dans la cellule M_2—M_3 (fig. 6) nous remarquons déjà du premier coup d'œil que le nombre des mailles a augmenté. Entre la cubitale et la nervure An_1 le réseau est remplacé par le motif des traits. La même transformation se produit entre An_1 et $An\alpha$.

De la pointe de l'aile une bande se prolonge dans une direction transversale qui diverge un peu avec le bord externe et qui se compose d'autant de fragments, qu'elle parcourt d'espaces internervuraux. Ces composants de la bande sont des fragments du réseau coloré, dont les mailles sont devenues plus larges aux dépens de l'espace enfermé, tandis que le dernier a pris souvent un coloris plus foncé (fig. 6).

Les divers fragments ne sont pas situés dans le prolongement l'un de l'autre, mais font un angle entre eux.

Une bande semblable, mais sautant moins aux yeux, parce que les lignes du réseau ne se sont que peu élargies, s'étend du côté extérieur de la première bande transversale. On peut remarquer un fragment de cette bande dans notre figure. Le réseau entre ces deux bandes et en dedans de la bande interieure s'est affaibli et a disparu à peu près complètement en quelques endroits.

D'autres parties pigmentées se trouvent dans la région moyenne de l'aile. Nous en rencontrons une dans la partie proximale de la cellule An_1—$An\alpha$ qui est reliée à une tache entre An_1 et Cu_2.

Cette partie longe la nervure Cu; derrière cette partie allongée et pigmentée nous trouvons dans la même cellule le réseau coloré. Cette partie foncée peut être considérée comme la continuation de la bande transversale. Un autre noircissement se produit encore en dehors du champ discoïdal en forme de figures longitudinales qui constituent ensemble une sorte de bande large et transversale. Dans le champ discoïdal les nervures sont colorées en brun et chaque cellule a sa striation internervurale indépendante.

La marge postérieure est dessinée d'une manière particulière. Nous rencontrons ici des barres longues, noires, serrées et sinueuses qui ne se ramifient qu'un peu et qui ont des jonctions entre elles. Elles forment sur le fond jaune et blanc ce qu'on pourrait nommer: un dessin tigré.

Dans le voisinage de la racine on peut déduire du dessin la présence de la nervure Anβ, qui n'est pas visible.

Le dessus de l'aile postérieure.

Les écailles blanches manquent ici. Le noir et le brun de l'aile de devant sont plus ternes. Le motif est celui du réseau réticulé. Quelquefois on ne rencontre une ornementation qu'au milieu des espaces internervuraux.

La partie en éventail est uniformément brune, mais possède encore une trace de dessin.

La marge antérieure est colorée claire et est devenue en partie blanche. A l'endroit où la partie couverte de l'autre aile touche à la partie non-couverte, nous pouvons observer quelques traits transversaux.

Le dessous de l'aile antérieure.

Une grande partie de l'aile est incolore, savoir: la partie qui est pourvue d'écailles piliformes; les marges seulement montrent un dessin distinct. La marge antérieure porte des barres transversales nettes et régulières, qui se comportent à la partie élargie de la même manière qu'au dessus, seulement un noircissement se produit le long de la sous-costale.

La marge externe a les mêmes figures que celle du dessus mais plus vagues. Une partie le long du bord postérieur est blanchâtre, la marge postérieure n'est pas visible.

Le dessous de l'aile postérieure.

La marge antérieure est dessinée de traits; du reste le même dessin que le dessus; la partie en éventail est unicolore. Au milieu des espaces internervuraux nous voyons dans le réseau des taches longitudinales dentelées.

Une grande partie de cette surface est brune.

12. *Xyleutes* sp. ♂.

(Pl. VII, fig. 3 et 4).

Collection du Jardin Zoologique d'Amsterdam.

L'exemplaire reproduit dans la planche II est vraisemblablement un individu mâle de l'espèce précédente.

Il est plus petit, mais quant au dessin il y a beaucoup de ressemblance. Néanmoins il y a quelques différences; par exemple, la bande oblique se perd insensiblement dans la partie distale et les espaces entre les branches de la média et de la cubitale ont moins de mailles; la continuation longitudinale de la bande est moins développée et la tache qui y est jointe se compose de fragments du réseau coloré; la deuxième bande extérieure est aussi moins distincte.

Au dessous on voit des différences analogues; l'aile postérieure a plus de blanc, mais quant au reste, elle est pareille à la surface supérieure.

13. *Xyleutes* sp. [1]).

(Pl. VII, fig. 7 et 8).

Océanie. Collection du Jardin Zoologique d'Amsterdam.

Le dessus de l'aile antérieure.

L'aile est blanche et brune; le blanc est la couleur du fond;

1) Je regrette beaucoup de n'avoir pu constater les noms spécifiques de ces Lépidoptères si intéressants; j'espère que les images pourront dédommager un peu le lecteur.

le brun celle du dessin. Dans la marge antérieure nous rencontrons des barres brunes, alternant avec des espaces blancs; c'est dans la partie près de la racine que les barres sont le plus larges; ici quelques jonctions ont eu lieu. Au tiers de la distance de la racine jusqu'au sommet, partant de la racine, nous remarquons une tache qui s'est formée apparemment de deux traits et qui est cohérente avec une bande mal délimitée, traversant la surface ailaire.

Puis on voit quelques traits qui sont tout à fait séparés l'un de l'autre dans l'aile gauche, tandis que les éléments analogues dans l'aile droite sont unis entre eux près de la sous-costale. Aux deux tiers environ du bord antérieur une autre tache se produit, évidemment le commencement d'une autre bande très courte.

Alors suivent quelques taches irrégulières, alternant avec des traits transversaux.

Dans la marge externe l'aile est ornée d'un réseau coloré. Celui-ci forme non loin du bord une bande qui se distingue de l'autre partie du réseau par les mailles, dont les contours sont élargis et fortement pigmentés. Aux deux côtés de cette bande le réseau est beaucoup moins développé, de sorte que la bande est accompagnée de deux étroites bordures blanches. Une cellule avec un fragment de cette bande est présentée dans la figure 7.

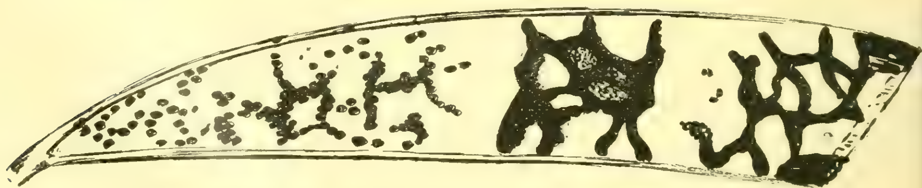


Fig. 7. Cellule M_2—M_3 de l'aile antérieure de *Xyleutes* sp. Dessus.

La bande commence au sommet et se compose de fragments, situés entre les nervures. C'est dans la partie moyenne que ce fragment est le plus foncé; les parties longeant les nervures sont plus claires. En dehors de cette bande et de sa bordure un réseau plus net se produit qui est lui aussi le plus distinct au milieu de chaque espace internervural.

Les taches marginales nervurales sont bien marquées et liées au réseau. Cette liaison se manifeste par la présence de mailles à espaces assombris, dans la périphérie des taches.

La marge postérieure montre un beau dessin réticulé. Entre les nervures An_1 et An_2 il y a des traits qui ont la forme d'un sablier; c'est avec ces sabliers qu'alternent des figures élargies au milieu. De là il résulte des figures ovales à centre foncé.

Du côté intérieur de cette bande nous rencontrons encore quelques fragments de dessin réticulé qui se dissolvent et se transforment insensiblement dans l'ornementation diffuse de la partie unicolore du milieu de l'aile (voir fig. 7).

Unicolore n'est pas, à vrai dire, le mot, car dans cette région, il y a des écailles brunes et blanches qui sont fortement entremêlées, de sorte qu'il s'ensuit une couleur mélangée. Il y a beaucoup de transitions parce que les écailles brunes du dessin se dispersent graduellement entre les écailles blanches du fond. Non loin de la racine, nous trouvons quelques taches mal délimitées, constituant une figure en forme de bande qui, comme nous l'avons vu en parlant de la marge antérieure, atteint cette marge au tiers de sa longueur.

On rencontre entre An_1 et An_2 une autre tache, séparée de cette „bande" par une partie blanche. C'est la continuation de la bande transversale déjà mentionnée.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est en grande partie d'une couleur brune uniforme; la marge externe porte un dessin brun à fond blanc; les taches marginales nervurales sont bien développées.

Dans la partie unicolore nous trouvons encore des traces d'un dessin réticulé foncé.

La première partie de l'aile postérieure est blanche et n'a pas de dessin pour autant que je pus l'observer.

La partie en éventail est partiellement brune, partiellement blanchâtre.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure a des traits transversaux bruns. Quelques-uns se sont joints, enfermant quelquefois un centre blanc, en d'autres cas formant une tache plus grande.

Déjà entre R_2 et R_3 le dessin réticulé se manifeste.

Une marge considérable le long du bord externe possède justement le même dessin qu'au dessus. Dans la bande transversale le dessin réticulé ressort moins clairement sur le fond qu'au dessus.

Du côté intérieur de la bande nous trouvons entre M_1 et M_3 une partie pigmentée allongée. Une petite partie de la bande près de la racine est encore présente dans le voisinage du subcosta. La partie postérieure de l'aile est blanche avec quelques traces de dessin.

Les taches marginales nervurales sont bien développées.

Le dessous de l'aile postérieure.

La marge antérieure est couverte du motif des traits; une partie pigmentée longitudinale s'étend le long de la sous-costale; dans la partie distale on rencontre le motif réticulé. Il y a encore des vestiges d'une bande; une tache près du sommet saute aux yeux. Le champ basilaire est à peu près unicolore par l'assombrissement de la couleur interne des mailles. La partie en éventail est colorée comme au dessus.

14. *Xyleutes* sp.

(Pl. VII, fig. 9 et 10).

Océanie. Collect. du Jard. Zool. d'Amsterdam.

Le dessus de l'aile antérieure.

Celui-ci a une teinte uniforme; par un examen approfondi cette teinte paraît être mêlée; les écailles blanches et brunes s'y trouvent pêle-mêle. Il y a encore un vestige très vague d'une bande; dans l'endroit où cette bande atteint le bord externe, un petit point pigmenté se produit sur la frange non loin du sommet. On peut aussi observer des traits vagues le long du bord

postérieur, quand l'angle d'incidence des rayons lumineux atteint une certaine valeur.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est aussi unicolore: rouge-brun. Une partie le long du bord externe est teinté un peu plus clairement; une partie le long du bord antérieur est blanche; où cette partie se joint à la partie rouge, les écailles brunes et blanches sont entremêlées. La région blanche est couverte de très petites écailles. Dans la partie en éventail nous rencontrons des écailles piliformes.

Le dessous de l'aile antérieure.

Les marges antérieure et externe sont colorées comme au dessus.

La bande est ici un peu plus distincte et se compose de fragments dont chacun fait un angle avec lá direction de la bande. Une des dernières taches est même longitudinale: c'est la tache entre Cu_1 et Cu_2; de ce point la bande se tourne vers la racine. Les autres taches montrent aussi une petite extension dans une direction longitudinale. La partie de la bande entre Cu_1 et An_2 est située à la moitié de la distance entre la racine et le bord externe.

La région ultérieure de la partie en éventail est blanche et montre une ondulation légère. Une grande partie de la surface ailaire est rouge-brun avec des écailles piliformes. Dans cette partie on peut observer une tache très vague. La similitude des deux dessous est très grande et forme un contraste avec la dissimilitude des deux dessus.

Le dessous de l'aile postérieure.

La marge antérieure est d'une teinte blanchâtre qui est mêlée avec des écailles rouges. Près de la racine il y a une partie blanche; une large marge le long du bord externe est gris-brun; les autres parties ont un coloris brun-rouge.

Sur les nervures les poils bruns-rouges se rencontrent plus loin vers le bord externe que dans les espaces internervuraux, de sorte qu'il se forme des raies allongées nervurales.

15. *Xyleutes lituratis* Donov.

(Pl. VII, fig. 11).

Un exemplaire mâle. Collect. du Jard. Zool. d'Amsterdam.

Le dessus de l'aile antérieure.

La marge antérieure porte des taches irrégulières plus ou moins grandes. Dans les cellules étroites le long du bord antérieur le motif des traits domine. Dans le champ discoïdal toutes les cellules peuvent être reconnues à leur hachure au moyen de ces figures. Dans la partie distale nous voyons le motif réticulé qui a la tendance à former de grandes taches. Une de ces taches se rencontre à la fin distale du champ discoidal, une autre au bord externe, un peu derrière le sommet.

Les taches marginales, nervurales sont bien développées.

Le long du bord postérieur on remarque un réseau coloré, dont quelques parties ont disparu, de sorte qu'il se forme des figures pigmentées, ramifiées en forme d'arbre.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci possède à peu près le même dessin, mais moins distinct, parce que la couleur de fond se rapproche de celle du dessin, surtout au milieu de la surface ailaire. La marge antérieure possède peu d'ornementation.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge ressort clairement sur l'autre partie, parce que la cellule entre la costale et la sous-costale est blanche avec des taches noires assez grandes.

L'ornementation, quoique plus vague que celle du dessus, y ressemble beaucoup, exceptée dans la marge postérieure, où il n'y a que de minces vestiges.

Le dessous de l'aile postérieure.

La marge antérieure est couverte de traits quelque peu irréguliers. En certaines parties les traits prévalent, en d'autres le motif réticulé. Ce motif peut être constitué d'une manière particulière.

On remarque dans un exemplaire (non-reproduit) des parties de fond claires assez grandes avec une figure ramifiée au centre.

16. *Xyleutes (Endoxyla) strix* L.

(Pl. VII, fig. 12. Pl. VIII, fig. 1—4).

3 exemplaires dans la coll. du Jardin Zool. d' Amsterdam.
2 „ „ „ de Staudinger.

Le dessus de l'aile antérieure.

Dans un des exemplaires de la collection du Jardin Zool., originaire de Céram, dont l'envergure est à peu près de 18 cm., la marge antérieure est dessinée de taches larges. La première partie de cette marge, en partant de la racine, est colorée en brun, puis vient une partie claire avec quelques petites taches pigmentées, puis une tache plus grande, qui paraît être construite de trois plus petites, et ensuite un certain nombre de taches plus ou moins grandes.

Les taches se maintiennent dans le cours des nervures; elles ne dépassent pas la sous-costale. On trouve dans les cellules adjacentes étroites quelques petites taches ou traits. Derrière la grande tache dans la cellule C—SC les barres de SC—R se sont élargies. Dans le champ discoïdal on rencontre un dessin net qui se règle conformément au cours des nervures, de sorte qu'on peut déduire la neuration de la disposition des éléments du dessin. Dans les autres parties de la surface les deux motifs des Cossides (les traits et le motif réticulé) sont partagés comme à l'ordinaire: les traits occupent la partie proximale et le réseau couvre la partie distale.

Les traits sont quelquefois droits, le plus souvent arqués; souvent élargis, tantôt régulièrement, tantôt irrégulièrement, ramifiés et joints entre eux par des barres de jonction.

Le fond est gris-brun, mais possède çà et là des régions blanches entre lesquelles le brun de fond s'enroule en forme de bande irrégulière, évidemment comme une formation homologue de la bande irrégulière de *Cossus palmaris* et d'autres espèces.

On rencontre dans la partie foncée du fond des taches noires

qui trahissent distinctement leur origine de traits joints. D'abord nous avons une série parallèle au bord externe; dès R_5 la bande se tourne en dehors et atteint ici le bord. De cette rangée une autre sort, à la hauteur de Cu_2, obliquement en avant, dans laquelle la grande tache est située à la fin du champ discoïdal.

Quelques autres se trouvent entre Cu_2 et An_2 et une tache dans la partie basilaire des cellules interjacentes. La surface entre An_2 et le bord postérieur possède seulement dans le voisinage de la queue de l'aile quelques traits transversaux, mais, pour le reste, montre peu de dessin.

Les taches marginales, nervurales sont présentes mais presque invisibles.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci a une couleur plus uniforme; la différence de teinte entre le fond et le dessin n'est pas si important que sur l'aile de devant. Au milieu il y a une partie pigmentée qui est entourée par des marges plus claires.

J'ai remarqué des traits dans la marge antérieure, pour autant que j'ai pu voir celle-ci.

Les taches marginales nervurales sont présentes.

La partie en éventail est d'un brun égal.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure est dessinée clairement comme les cellules $SC—R_1$ et $R_1—R_2$; le dessin est du reste plus vague, les taches ressortent moins sur le fond, mais les éléments du dessin sont parfaitement les mêmes des deux côtés. L'ornementation la plus nette est le long du bord externe.

Le dessous de l'aile postérieure.

Contrairement à ce que nous avons vu dans l'aile de devant, le dessin est ici un peu plus clair et plus riche qu'au dessus.

La marge antérieure porte des traits, la marge externe le motif réticulé.

La cellule costale est ornée très distinctement de traits trans-

versaux, tantôt simples, tantôt transformés dans l'une ou l'autre direction; direction qui n'est pas toujours parfaitement la même sur les deux ailes d'un individu. (Fig. 8 et 9).



Fig. 8. Cellule costale (C—SC) de l'aile postérieure droite (dessous) de *Xyleutes strix* ♀.

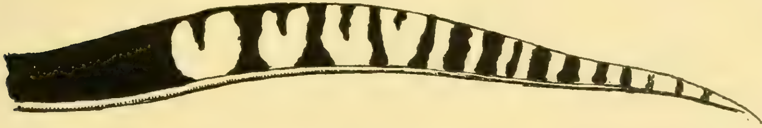


Fig. 9. Cellule costale (C—SC) de l'aile postérieure gauche (dessous) de *Xyleutes strix* ♀.

La région ultérieure de la partie en éventail, par conséquent le long du bord postérieur, porte aussi des vestiges de figures.

Sur les deux ailes, aussi bien sur le dessus que sur le dessous, il y a un éclat violacé, qu'on peut observer sous un certain angle d'incidence des rayons lumineux.

Deux autres femelles présentent de grandes différences entre elles et avec la forme décrite plus haut. Tandis que dans l'une les traits forment le motif dominant, on rencontre dans l'autre sur la plus grande partie de la surface ailaire le réseau coloré. La dernière femelle a en outre beaucoup plus de blanc; les taches blanches se sont étendues vraisemblablement au dépens du fond brun clair. Ce fond aussi est d'un coloris plus clair que dans l'exemplaire décrit. Dans les parties blanches mentionnées le dessin n'est pas très complet; dans les parties plus foncées les taches pigmentées se sont moins développées. Le réseau de l'exemplaire clair montre des mailles de différentes dimensions; il y en a de plus grandes et de plus petites, qui sont groupées irrégulièrement; dans les parties blanches le réseau est souvent rompu ça et là et les contours sont fréquemment devenus plus étroits et d'un coloris plus faible.

Quelques taches sont encore assez distinctes:

1⁰ une entre R_4 et M_2, qui trahit nettement son origine du réseau par la présence de lignes un peu plus foncées, enfermant des petits espaces plus clairs.

2⁰ une à la fin du champ discoïdal, cohérente au réseau, comme la précédente.

3⁰ une entre Cu_2 et An_2.

Les taches marginales sont grandes et bien développées.

La marge postérieure possède, contrairement aux deux autres exemplaires, un dessin réticulé complet, dans lequel pourtant les lignes transversales dominent.

Le dessous n'est orné qu'aux marges.

On trouve aussi des figures le long du bord anal de l'aile postérieure.

Le deuxième exemplaire de la collection de STAUDINGER s'est développée dans une autre direction.

Ce sont ici surtout les traits transversaux qui composent le dessin (Pl. VII, fig. 1 et 2). Ces traits se sont quelquefois élargis au milieu, où il y a ça et là une jonction, de sorte qu'on peut constater ici le début d'un réseau coloré.

La marge postérieure de l'aile antérieure (dessus) ne porte que peu d'ornement excepté dans le voisinage de la queue de l'aile. Il en est de même de cette prédominance des traits transversaux des ailes postérieures.

La plupart des taches marginales nervurales sont petites.

17. *Xyleutes (Endoxyla) strix* L. ♂

(Pl. VII, fig. 12).

Collection de STAUDINGER.

L'exemplaire mâle est plus petit que les femelles examinées. et a une couleur plus uniforme à cause du manque presque total des parties blanches.

Le dessus de l'aile antérieure.

Le réseau coloré diffère de celui des femelles, parce que les

cellules contiennent ici le plus souvent deux rangées de mailles, ce qui donne une certaine régularité au dessin. Dans beaucoup de mailles on rencontre une figure centrale (un point ou une tache).

La marge postérieure a moins d'ornement.

De toutes les taches celles à la fin du champ discoïdal ressortent le plus; les taches marginales nervurales sont bien développées.

Le dessus de l'aile postérieure.

On observe le long du bord externe un lacis coloré qui a une grande similitude avec celui de l'aile de devant.

La marge antérieure ne porte aucun dessin.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure est dessinée distinctement; on trouve sur cette surface le même dessin qu'au dessus, mais un peu plus foncé.

Le dessous de l'aile postérieure.

La marge antérieure est semblable à celle de l'aile de devant.

Dans un des exemplaires les ailes n'étaient pas étalées; le Lépidoptère était monté dans la position de repos.

Les ailes sont rabattues et le Lépidoptère, vu de dessus, ne laisse voir que les ailes antérieures. Vu de dessous, on observe la face inférieure des ailes postérieures et d'une partie des ailes antérieures. Or on peut remarquer que ce sont les marges antérieure et externe qui ne sont pas couvertes et que ces marges portent un dessin plus vif que les parties cachées. Dans ces dernières parties les dessins avaient disparu tout à fait ou étaient plus ou moins affaiblis.

La marge externe reste découverte à cause de la petitesse de l'aile postérieure; la marge antérieure au contraire, parce que l'aile de devant forme une niche dans le voisinage de la sous-costale et du radius. La membrane ailaire prend ici une autre direction; la surface entre les deux nervures susdites est placée perpendiculairement sur le plan propre de l'aile et forme donc un bord

montant. L'aile postérieure s'arrête contre ce bord quand elle glisse sous l'aile de devant, prenant la position de repos.

Oudemans (54) a étudié ces questions. Nous y reviendrons encore plus tard.

En outre nous tâcherons de rechercher comment la niche de l'aile de devant s'est formée.

18. *Endoxyla ligneus* Butl.

(Pl. VIII, fig. 5).

Collection du Jardin Zoologique d' Amsterdam.

Le dessus de l'aile antérieure.

Dans cette forme le dessus a un dessin tout différent, car celui-ci consiste en grande partie en stries longitudinales. En examinant plus profondément cette ornementation nous trouvons une connexion entre ces nouveaux motifs et le motif réticulé, dont des restes importants se sont encore maintenus.

On rencontre ces stries le plus souvent au milieu des cellules, suivant le cours des nervures; cependant les deux dernières, parallèles au bord postérieur, ne s'inquiètent pas, pour ainsi dire, des coudes de la nervure anale, mais se prolongent dans la même direction depuis le début jusqu'au terme. On remarque dans les cellules distales des figures longitudinales, construites évidemment de traits et de parties de réseau. Dans le voisinage de la queue de l'aile il y une figure grise dans laquelle on peut distinguer les traits transversaux. Intérieurement à cette figure il y a une coloration noire en forme d'ombre.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est plus simple; on voit encore dans la marge externe une tache triangulaire avec un peu de réseau pigmenté. Les stries longitudinales ressortent moins fortement.

Le dessous de l'aile antérieure.

Plus simple et plus régulier que le dessus à cause du manque de la figure grise; les traits se sont ici maintenus.

La marge antérieure a un dessin plus développé qu'au dessus.

Le dessous de l'aile postérieure.

Le remplissage foncé longitudinal des cellules que nous avons observé au dessus et qui porte les traces de son origine de traits joints réticulairement, est encore plus distinct au dessous et manifeste une grande similitude avec les deux faces des ailes de devant.

19. *Langsdorfia frankii* Hb.

(Pl. VIII, fig. 6).

Brésil. Collection du Jardin Zoologique d' Amsterdam.

Cosside brune-grise de dimensions moyennes.

Le dessus de l'aile antérieure.

La marge antérieure possède des figures noires, bordées des deux côtés par une bordure étroite de couleur orange; les figures sont de différentes dimensions; d'abord nous rencontrons un certain nombre de taches plus grandes, puis quelques-unes plus étroites et plus petites et ensuite une grande tache et quelques points pigmentés beaucoup plus petits.

Une bande foncée se prolonge parallèlement au bord externe; dans la partie la plus antérieure la bande prend une direction un peu différente du reste. Elle atteint ici les bords antérieur et externe. Un petit segment de la pointe de l'aile n'est pas couvert par la bande. Dans ce segment il y a une tache foncée qui, comme le segment, est bordée d'une ligne jaune. Une branche assez vague prend son origine dans le côté intérieur de cette bande et se prolonge vers la racine, pour se courber au milieu de l'aile et s'unir avec la dernière partie de la bande transversale; c'est ainsi qu'il se forme un champ triangulaire, où nous rencontrons encore quelques traits transversaux. Le long du bord externe, l'aile a un coloris foncé; les taches marginales nervurales sont présentes, mais peu développées; autour de ces taches, ça et là, une bordure jaune. Dans le ruban, entre le bord externe et la bande transversale, on remarque quelques barres transversales. A la limite de ce champ et de la bande, chaque nervure porte un point jaune, petit mais net. Derrière chacun de ces points la bande se gonfle

en dehors. Le dernier point (le 6 ème) est situé plus proximalement c.à.d. dans la bande; ce point est allongé dans la direction de la nervure.

Ces barres comme celles du champ triangulaire sont le plus visibles dans une lumière tempérée, c'est à dire, quand avec la main on empêche la lumière d'arriver directement.

Il y a quelques taches remarquables dans la partie basilaire de l'aile: Une, argentée, bordée de noir, devant la nervure anale, et une autre, derrière cette nervure, argentée aussi, courbée en dedans en forme de croissant. Cette tache touche le bord postérieur, longe ce bord, et est dissoute en avant en un certain nombre de taches plus petites dont quelques-unes sont également argentées, les autres jaunes.

Elles forment un cercle qui enferme une partie plus foncée.

La marge postérieure a quelques traits indistincts.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci a une couleur brun uniforme. Sur les nervures longitudinales on voit quelques petites stries jaunes, qui sont en rapport avec les points mentionnés plus haut dans l'aile antérieure et le long du bord externe, les vestiges de taches marginales bordées de jaune.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure est dessinée de la même manière qu'au dessus.

La même bande, quoique plus claire, a ici une bordure jaune étroite.

La bordure du côté extérieur est moins développée que de l'autre côté, et entre le plus en évidence là où elle croise les nervures longitudinales, parce que c'est là que les points jaunes sont situés comme au dessus. Le côté extérieur de la bande forme une courbe concave en dedans de point en point. Du côté intérieur la bande a une bordure moins sinueuse, excepté entre R_5 et M_1 et entre M_1 et M_2, où deux taches ovales et grises, bordées de jaune, y pénètrent.

Le segment clair de la pointe est développé de la même manière qu'à la face inverse. Le champ triangulaire est présent,

mais contient des éléments transversaux de dessin en quantité plus grande et ressortant plus sur le fond. Je n'ai pu examiner la marge antérieure, parce qu'elle était cachée tout à fait sous l'aile postérieure.

Le dessous de l'aile postérieure.

La bande de l'aile de devant se prolonge sur l'aile de derrière, jusqu'à environ la dernière branche du cubitus et est bordée de jaune, couleur que les fragments des nervures longitudinales qui sont situés dans cette bande, montrent également. Là, où la bande atteint le bord antérieur, on observe un certain nombre de traits transversaux jaunes entre la sous-costale et le radius.

La marge antérieure possède de longs traits transversaux, dont quelques-uns sont bordés de jaune. La partie distale de la cellule, formée par la costale et la sous-costale, est en couleur foncée. Cette coloration se prolonge dans la cellule voisine. Plus intérieurement on rencontre une tache jaune dont le bord postérieur est dentelé; plus loin, dans la même direction, une tache foncée jusqu'à la nervure transversale entre le radius et la sous-costale. Dans la région médiane j'ai compté un nombre assez grand de traits qui, à vrai dire, sont vagues, mais qu'on peut bien distinguer dans une lumière tempérée. Ils sont placés à des distances régulières et sont assez droits.

Les taches marginales nervurales sont d'un coloris un peu plus foncé que l'aile. Elles sont accompagnées d'une petite tache jaune; celle de la nervure anale est jaune en grande partie.

Il est intéressant de constater qu'à l'endroit où le pli anal atteint le bord, une semblable tache se produit.

20. *Prionoxystus robiniae* Boisd.

(Pl. VIII, fig. 7 et 8).

Kansas City, Missouri. Collection du Jardin Zool. d'Amsterdam.

Exemplaires mâles.

Le dessus de l'aile antérieure.

La marge antérieure porte des traits; ceux de la cellule cos-

tale ne s'accordent pas avec ceux de la cellule sous-costale. Entre R_1 et R_2, comme dans les cellules R_2—R_3 et R_3—R_4, ces éléments ne sont pas très grands, mais bien développés. Une grande partie de l'aile est occupée par le motif réticulé.

Les mailles sont de diverses dimensions; quelques-unes sont situées sur deux cellules voisines. Dans beaucoup de mailles on observe un centre coloré qui a quelquefois une forme stellaire et qui sans doute doit être considéré comme une partie transformée du réseau pigmenté.

Cette transformation provient, à notre avis, de la disparition d'un certain nombre de lignes de jonction, ce qui cause l'isolement de la figure. Le dessin se développe ça et là en figures qui, sous certains rapports, ont l'air de bandes.

Nous rencontrons dans les cellules R_4—R_5, R_5—M_1, M_1—M_2 et M_2—M_3 des poutrelles longitudinales dentelées, qui paraissent être formées par le noircissement du réseau à la périphérie, tandis qu'au milieu de la cellule le dessin est affaibli.

Ces poutrelles sont groupées en une bande transversale complète. Cette bande se tourne en avant dès le cubitus en formant un angle d'environ 60°.

Une autre figure en forme de bande avec une branche courte en dehors occupe le milieu de l'aile.

Quelques parties du réseau peuvent encore être distinguées distinctement dans cette bande.

Le dessin le long du bord postérieur est un peu embrouillé, parce qu'ici les écailles sont dressées.

Les taches marginales nervurales sont bien développées; évidemment elles sont en connexion avec le réseau. Dans un autre exemplaire de la même espèce le réseau a une forme particulière. La cellule entre M_3 et Cu_1, par exemple, est noircie en grande partie. Cette partie noire entoure un certain nombre de grandes taches rondes avec des figures centrales ramifiées en forme d'astre (fig. 10). Dans cet exemplaire la marge postérieure possède un beau dessin réticulé.

Le dessus de l'aile postérieure.

Cette surface est grise-brune et assez terne avec un dessin vague, mais complet. Dans la région antérieure on observe des traits, dans l'autre partie le dessin réticulé.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure est dessinée distinctement d'éléments typiques; le dessin ressemble, jusque dans les plus petits détails à



Fig. 10. Cellule M_3—Cu_1 de l'aile antérieure (dessus) de *Prionoxystus robiniae* Boisd.

celui du dessus, au moins quant à la forme et à la situation des éléments; en ce qui concerne la couleur, la marge est plus terne.

Les taches marginales nervurales sont distinctes.

La partie basilaire de l'aile est couverte en partie d'écailles piliformes.

Le dessous de l'aile postérieure.

La marge antérieure est ornée nettement.

Nous observons entre la costale et la sous-costale des transitions entre le motif réticulé et celui des traits. Le dessin est plus développé qu'au dessus; il y a des taches dans la région médiane.

La partie en éventail est sans dessin.

21. *Hypopta thrips* Hb.

Collection de Kallenbach.

Le dessus de l'aile antérieure.

La surface ailaire est d'un ocre jaune pâle; dans la marge antérieure il y a quelques traits bruns plus foncés qui sont placés à des distances régulières. Le dessin des autres régions consiste en traits droits et assez réguliers.

L'ornementation de l'aile ne saute guère aux yeux à cause du peu de différence des teintes du dessin et du fond. Les traits restent ponctuellement dans le cours des nervures; quelques-uns seulement forment des bandes et paraissent dépasser les nervures. Entre deux traits bien développés nous voyons souvent un autre plus vague, de sorte qu'une figure se produit, qui fait penser à une tache claire avec un centre plus foncé.

Dans la partie médiane de l'aile il y a une tache irrégulière, assez grande, un peu plus foncée, qui est entourée d'une bordure blanche. Cette tache s'étend de M_2 à An_2.

Le long du bord postérieur se trouvent des traits transversaux.

Le dessus de l'aile postérieure.

Coloré plus clair que l'aile antérieure, mais orné aussi de traits.

Le dessous de l'aile antérieure.

La région proximale de la surface ailaire est à peu près dépourvue de dessin, sauf le long des bords antérieur et externe, où il est bien distinct.

Le dessous de l'aile postérieure.

Coloré comme le dessus; la marge antérieure n'a qu'un vestige de dessin.

22. *Holcocerus arenicola* Stgr.

Collection de Kallenbach.

Ce Lépidoptère ressemble beaucoup à *Cossus cossus*, mais donne une autre impression par le gris qui domine.

Le dessus de l'aile antérieure.

Le motif principal est celui des traits, qui sont assez droits au milieu, mais qui présentent toutes sortes de transformations dans les autres parties; ils se ramifient, forment des jonctions, s'affaiblissent ou se transforment en réseau. Des bandes transversales noires se prolongent sur l'aile; bandes qui ont une grande similitude avec celles de *Cossus cossus*; elles ne sont pas non plus complètes, souvent entrecoupées, pour ainsi dire, parce que les

deux bouts des deux fragments de la même bande ne sont pas réunis.

Les dessins de l'aile gauche et de l'aile droite sont souvent très différentes en détails. La marge antérieure a des traits vagues; la marge postérieure est à peu près sans dessin, excepté dans le voisinage de la queue de l'aile.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est coloré en clair avec un dessin qui ne ressort guère sur le fond et qui est composé de traits, qui se ramifient, s'anastomosent etc.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure est ornée de traits. Le dessin est moins net qu'au dessus et n'a pas de bandes.

Le dessous de l'aile postérieure.

Celui-ci a un dessin vague; seulement le long du bord antérieur on observe des vestiges d'un dessin.

23. *Phragmatoecia castanea* Hb.

Collection de KALLENBACH.

Cette forme, avec l'abdomen très allongé, montre peu d'ornementation: pourtant il y a quelques taches sur la face inférieure, comme sur le dessus, où relativement, elles sont plus distinctes.

24. *Stygia ledereri* Stgr.

Collection de KALLENBACH.

Petit Lépidoptère; les ailes légèrement translucides et l'abdomen allongé.

Le dessus de l'aile antérieure.

Celui-ci est orange et brun foncé. La marge antérieure possède quelques traits; le dessin est composé de quelques bandes et de taches brun-foncé sur un fond d'orange; les motifs ne sont pas limités très distinctement; pourtant on voit une alternation assez régulière de bandes claires et foncées. On observe le long du

bord externe une série de taches nervurales foncées de forme allongée, dont les parties proximales sont reliées entre elles par des pièces de jonction, formant une bande marginale de taches.

Puis intérieurement une chaîne submarginale de taches internervurales foncées et une bande transversale foncée, se composant de deux parties qui sont reliées à peine dans la région médiane de l'aile. D'autres bandes suivent; d'abord une bande claire, rompue au milieu, s'élargissant en avant et en arrière et renfermant une rangée de taches noires, puis une bande large et foncée, un ruban clair et ensuite une série de trois taches foncées.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est entièrement noir avec une grande tache blanche au centre.

Le dessous de l'aile antérieure.

Le long du bord antérieur: quelques barres foncées; du reste plus vague que le dessus.

Le dessous de l'aile postérieure.

Comme le dessus; dans la marge antérieure des barres claires et foncées qui alternent.

25. *Stygia australis* Ltr.

Collection de Kallenbach.

Petit Cosside comme l'espèce précédente.

Le dessus de l'aile antérieure.

Blanc brunâtre; dans la marge antérieure des traits qu'on observe aussi dans les autres parties de l'aile, quoiqu'ils soient quelque peu indistincts.

Le dessus de l'aile postérieure.

La tache blanche au centre est plus grande que chez *Stygia ledereri*, de sorte que les marges seules sont colorées; la couleur de ces marges est noire.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure est ornée de barres; le dessin est plus vague qu'au dessus.

Le dessous de l'aile postérieure.

La marge antérieure porte des traits.

D. La famille des Arbélides.

Cette petite famille qui fut établie par Hampson (32) comprend un ou deux genres, qu'on comptait autrefois parmi les Cossides, mais qui s'en distinguent par l'absence d'un frein (frenulum) et parce que la nervure qui divise le champ discoïdal, n'est pas bifurquée. Les espèces qui vivent aux Indes et à Ceylan sont d'une grandeur moyenne; les antennes des mâles sont bipectinées jusqu'au bout. L'abdomen est beaucoup plus long que les ailes postérieures. Les chenilles vivent dans le bois, comme celles des Cossides.

1. *Arbela* sp.

(Pl. VIII, fig. 9 et 10).

Iles de la Sonde. Collection du Jardin Zool. d' Amsterdam.

L'exemplaire qui était à ma disposition, se trouvait dans un état déplorable; les ailes n'étaient pas étalées de sorte que les postérieures étaient couvertes pour la plus grande partie. Comme elles étaient un peu éloignées l'une de l'autre, j'ai pu encore observer quelques détails du dessin caché.

Le dessus de l'aile antérieure.

La couleur de fond est blanche, le dessin brun en diverses teintes. Le long du bord antérieur on observe un certain nombre de taches brun-clair, qui sont le plus développées dans la partie proximale (dans l'aile gauche la partie distale est aussi bien dessinée). Près du sommet les taches sont assez nettes et se maintiennent dans le cours des nervures. Dans la région distale il y a des taches rectangulaires ou en forme de parallélogramme.

Elles sont souvent encadrées entre deux traits plus foncés; la direction des traits obliques n'est pas partout la même, tantôt ils se dirigent en avant et en dehors, tantôt en avant et en dedans; plus intérieurement se trouve une large bande qui est entrecoupée par les nervures longitudinales colorées en blanc; la hauteur des composants de cette bande est à peu près le tiers de la longueur, c'est à dire dans la direction perpendiculaire à la bande.

Ces fragments sont tranchés par des traits plus obscurs ce qui prouve qu'ils sont formés de traits pigmentés, entre lesquels la couleur de fond est devenue plus foncée que dans l'entourage; ça et là on aperçoit un trait semblable, isolé, séparé du fragment par la couleur de fond non-changée. Une grande tache brune s'étend des deux côtés de la nervure transversale et une autre dans le champ discoïdal. Dans les autres régions le dessin devient un peu plus diffus, quoiqu'on puisse encore observer quelques taches.

Nous voyons au bout des nervures des taches brunes, situées en grande partie sur la frange.

Le dessus de l'aile postérieure.

Le dessin ressemble beaucoup à celui des ailes antérieures, excepté qu'il y a ici une région plus claire, le long du bord externe; les traits, très larges, ressortent nettement sur le fond, se courbent quelquefois et peuvent se réunir en forme de figures en Y ou W.

Plus en avant les ailes s'éclaircissent, mais les taches sont encore placées à des distances régulières. La marge antérieure est recourbée en haut, de sorte que la coloration du dessous devient visible.

Le dessous de l'aile antérieure.

La marge antérieure a un dessin plus distinct qu'au dessus. Du reste les deux faces ont le même dessin; seulement les taches sont ici moins différenciées et l'ornementation disparaît vers la racine. Dans la partie en éventail le dessin ne fait pas entièrement défaut.

Le dessous de l'aile postérieure.

La marge antérieure a un dessin bien développé; le dessin s'accorde entièrement avec celui du dessous.

E. La famille des Microptérygides.

1. *Eriocrania sparmannella* F.

(Pl. VIII, fig. 11).

Collection du Musée de Leyde.

Les deux ailes ont à peu près la même forme et sont assez étroites. Elles sont pourvues d'une frange large; l'aile antérieure ne la possède que le long du bord externe; l'aile de derrière l'a également le long du bord postérieur.

Le dessus de l'aile antérieure.

La couleur est pourpre et or. Le dessin se compose de traits pourpre courts et larges qui se tiennent rigoureusement dans le cours des nervures.

Ceux de la cellule costale restent indépendants de ceux de la cellule voisine. Quelques traits sont placés obliquement, d'autres perpendiculairement aux nervures. Les plus étroits contiennent une seule rangée d'écailles, les plus larges en contiennent deux ou trois rangées. Si seulement une écaille du fond y pénètre, la forme d'un semblable élément est totalement changée. En général l'or et le pourpre sont partagés assez régulièrement; dans le voisinage de la bifurcation du cubitus, le fond d'or domine un peu.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est plus brunâtre, mais avec un éclat de pourpre et d'or, un peu moins brillant que sur l'aile de devant. Il y a toutes sortes de transitions entre ces deux couleurs; en outre les écailles d'une même couleur ne se tiennent pas si soigneusement ensemble, de sorte que toute netteté dans le dessin a disparu. On peut reconnaître le vestige d'un trait là où seulement quelques écailles pourpre se trouvent encore ensemble.

Le dessous de l'aile antérieure.

Celui-ci a un dessin analogue à celui du dessus, mais plus terne; le caractère du dessin est dû en partie au dessin du dessus qu'on peut observer à travers la lamelle translucide de l'aile, en partie par les écailles de la face inférieure. C'est le long du bord antérieur et dans la région distale de l'aile, que celle-ci est le plus écailleuse.

Le dessous de l'aile postérieure.

Comme le dessus. Le dessin est un peu mieux développé surtout sur la pointe de l'aile.

F. L'ordre des Trichoptères.

1. *Phryganea varia* F. ♀.

(Pl. IX, fig. 1).

Pays-Bas. Collection personnelle.

Le dessus de l'aile antérieure.

La marge antérieure possède des traits bruns, entre lesquels on voit les parties incolores de la membrane ailaire. Ces traits occupent l'espace entre la costale et la sous-costale; la cellule voisine a une striation qui en est indépendante. Quant à l'autre partie de l'aile, le motif principal est celui des traits transversaux internervuraux, tantôt droits, tantôt sinueux ou tortueux, tantôt oblitérés au milieu, de sorte qu'il en reste deux taches, touchant les nervures. Souvent on observe des jonctions avec les traits voisins, formant de cette manière un réseau coloré; les lignes de ce réseau peuvent s'élargir et de cette manière la partie colorée peut quelquefois dominer sur la partie incolore, qui dans ce cas se présente souvent en forme de petites taches claires dispersées sur un fond pigmenté, par exemple, entre R_5 et M_1 dans l'aile gauche. Ces taches sont situées surtout des deux côtés des nervures; c'est la région médiane des cellules qui possède une coloration continue. La marge postérieure est ornée de traits.

Le bord externe possède, au bout des nervures, des taches

qui sont en connexion avec les traits ou le réseau. L'aile n'est pas colorée d'une façon égale dans toute son étendue; quelques parties claires se sont jointes, pour former des bandes assez larges et il en va de même avec les parties foncées.

Une de ces bandes pigmentées s'étend dans le voisinage des nervures transversales et aboutit au bord antérieur à l'endroit où la radiale a une courbure. On distingue dans cette bande une petite tache blanche au point de bifurcation de R_4 et R_5; et encore une, entre M_2 et M_3. Plus loin, vers la racine, une bande claire apparaît, entrecoupée au milieu par la limite extérieure du champ foncé qui se trouve à l'intérieur; ce champ s'éclaircit dans la direction de la racine. Plus vers la base encore, il y a enfin une partie plus claire dont la limite externe très foncée se courbe parallèlement à celle du champ foncé adjacent.

Observons encore la petite tache blanche dans la région médiane de l'aile entre la média et le cubitus.

Non seulement la membrane est pigmentée, mais aussi les poils qui la couvrent; les parties claires portent des poils clairs, les parties foncées portent des poils foncés.

Le dessus de l'aile postérieure.

Celui-ci est translucide et incolore; à la pointe il y a des vestiges de dessin, qui montrent de la ressemblance avec quelques parties de l'aile de devant.

Le dessous de l'aile antérieure.

L'aile étant translucide, le dessin du dessous est le même que celui du dessus; il cause, pourtant, une autre impression; le dessous est plus terne, ce qui est dû, à notre avis, au duvet plus faible de cette face; parce que ce sont justement les poils qui augmentent la différence entre ce qui est clair et ce qui est sombre. Les poils sont aussi plus courts. Au dessus, des poils blancs alternent quelquefois avec des poils brun foncé, quoique nous trouvions par un examen plus attentif beaucoup de teintes intermédiaires entre ces deux couleurs; au dessous les différences de couleur sont plus petites; le blanc est plus jaunâtre, le brun moins foncé.

Il est souvent très difficile de constater la couleur exacte.

Le dessous de l'aile postérieure.

A peu près sans poils; précisément comme le dessus.

2. *Phryganea grandis.* L.

(Pl. IX, fig. 2).

Pays-Bas. Collection De Meyere.

Le dessus de l'aile antérieure.

La marge antérieure est ornée de traits irréguliers et non-parallèles entre eux, qui, par ces caractères, par leur ramification et par leur jonction, donnent une autre impression qu'à l'ordinaire.

Les traits dans le reste de l'aile ont, en général, la même forme que ceux de la marge antérieure, quoiqu'un petit nombre soient plus droits; dans quelques régions ils forment un réseau comme dans les Cossides.

Nous observons un noircissement du réseau dans certaines cellules apicales; quelques mailles disparaissent, d'autres se maintiennent comme des taches translucides dans de grands traits longitudinaux. De semblables figures se trouvent dans les cellules R_5—M_1 et M_1—M_2.

Les mêmes figures apparaissent entre les nervures longitudinales plus intérieurement; leur cohérence avec le réseau est distinctement reconnaissable; aux termes et aux bords latéraux il y a beaucoup de transitions entre le dessin réticulé et celui des traits. Le remplissage des cellules se manifeste à un plus haut degré que dans l'espèce précédente.

On rencontre quelques-unes des figures décrites entre R_4 et R_5 comme entre R_5 et M_1. Le noircissement dans la première cellule renferme une petite tache ronde près de la nervure transversale. Une semblable figure, très grande, est située entre M_2 et M_3; celle-ci est une continuation d'une figure longitudinale qui s'étend entre M et Cu dans la direction de la racine. Cet ornement longitudinal dans lequel il y a aussi une petite tache claire

et ronde, est séparé d'une figure analogue plus distale par une raie qui accompagne les nervures transversales.

Nous observons également dans d'autres aréas des noircissements, mais d'un ton plus léger que dans les cellules mentionnées. La marge postérieure possède un réseau coloré; les taches marginales nervurales sont présentes.

Le dessus de l'aile postérieure.

Les ailes de derrière ne possèdent qu'un peu de pigment, non loin de la marge antérieure, mais n'ont pas de dessin distinct.

Les dessous des ailes sont comme dans l'espèce précédente moins poilus que les dessus; la différence en teinte est aussi moins grande.

3. *Limnophilus marmoratus* Curt.

Collection De Meyere.

La marge antérieure est incolore, sauf la partie distale; nous trouvons ici à l'endroit où dans d'autres ordres d'Insectes le ptérostigme s'est formé, une tache foncée, qui renferme des points plus clairs. La cellule entre la radiale et le secteur de la radiale possède des traits transversaux, vaguement développés, et quelque peu irréguliers.

Dans l'autre partie, pour autant qu'elle n'est pas incolore, le pigment est bien visible. Dans ces parties pigmentées on remarque des restes distincts des deux motifs principaux; dans d'autres la production du pigment a été si grande, que seulement de très petites taches de teinte claire sont restées. Les nervures transversales ont une couleur brune, plus foncées que les nervures longitudinales.

Je n'ai pu découvrir de dessin dans les ailes postérieures.

4. *Limnophilus flavicornis* F.

Collection De Meyere.

Les ailes antérieures n'ont que des vestiges de dessin. Il est le plus net le long du bord postérieur où l'on peut encore bien reconnaître les traits.

En examinant soigneusement les autres parties, celles-ci paraissent posséder, cependant, de vagues indications d'ornementation; surtout dans les régions distales; c'est ici qu'on rencontre le motif des traits.

5. *Limnophilus rhombicus* L.

Collection De Meyere.

Tout ornement manque dans la marge antérieure. Dans la région distale un vague dessin réticulé qui est devenu dans quelques endroits une grande tache unicolore, avec ça et là seulement des points non-pigmentés.

6. *Limnophilus affinis* Curt.

(Pl. IX, fig. 3).

Pays-Bas. Collection personnelle.

L'ornementation de la marge antérieure est absente. L'aile semble n'avoir aucun dessin, mais, par une observation plus précise, de petites figures colorées paraissent être présentes qui rappellent des traits raccourcis, ramifiés et anastomosant entre eux; les nervures longitudinales sont tachetées alternativement claires et foncées; les taches foncées forment la continuation des petites figures entre les nervures.

Dans la figure 3 (planche IX) j'ai exagéré un peu le coloris.

7. *Neuronia imperialis* Snell. v. Voll.

(Pl. IX, fig. 4).

Collection du Musée de Leyde.

Les Neuronias, comparées aux autres Trichoptères, sont colorées d'une manière brillante.

L'aile antérieure.

La couleur de fond est d'un brun-jaune vif, celle du dessin est brune.

La marge antérieure rappelle vivement celle des Cossides et possède des traits d'une largeur différente; tantôt ils sont très

visibles, tantôt ils se présentent comme des points. La plupart sont placés perpendiculairement au bord costal, quelques-uns forment un autre angle, et d'autres encore se sont unis en formant une tache qui cependant trahit nettement son origine multiple. Ils ne dépassent pas la sous-costale et sont placés en partie dans le prolongement des figures analogues entre la sous-costale et la radiale.

L'autre partie de l'aile est occupée à peu près entièrement par le motif des traits.

Dans la région antérieure de l'aile ils sont assez droits, au milieu de l'aile ils s'unissent souvent par un de leurs bouts; de sorte que des figures en forme de V ou W prennent naissance; dans la partie distale de l'aile la pigmentation s'étend, colorant une partie des cellules apicales d'un brun uniforme avec ça et là une petite tache claire. Cette fusion des éléments du dessin est accompagnée par un affaiblissement de teinte, en sorte que presque toute la surface ailaire distale a une nuance plus terne que la partie basilaire, où les traits, souvent très larges, sont indépendants et séparés par des intervalles jaunes.

La marge postérieure est ornée de figures en forme de Y, V ou W.

Les taches marginales sont indiquées vaguement; on les remarque seulement par les intervalles claires qui les séparent.

L'aile postérieure.

Celle-ci est d'un brun unicolore avec un luisant violacé. Nous rencontrons une bande, partant du bord antérieur, laquelle s'étend jusqu'au cubitus et dont le bord extérieur est dentelé. Le long du bord antérieur cette bande s'élargit un peu; on remarque ici quelques traits assez distincts.

8. *Neuronia imperialis*, var. *regina* Lachl.

Yokohama. Coll. du Musée de Leyde.

Cette forme est un peu plus grande que la précédente et est plus nettement dessinée encore et plus foncée.

L'aile antérieure.

La cellule costale est ornée de larges traits rectangulaires brun

foncé, entre lesquels on aperçoit les larges intervalles brun-jaune de la couleur du fond. Sur ce fond il y a encore quelques restes de traits, en forme de tache, plus ou moins allongées.

Les figures de la cellule costale dépassent la sous-costale, en partie même la radiale, pour se terminer au secteur de la radiale. Pourtant on peut reconnaître facilement que ce ne sont pas des raies d'un seul tenant ne s'inquiétant pas des nervures longitudinales, car, quoique les fragments internervuraux de ces raies colorées soient situées dans le prolongement l'un de l'autre, il est néanmoins évident, qu'ils ne sont autre chose que des traits transversaux, qui ne se distinguent en rien des traits ordinaires. Les composants d'une raie ne sont pas toujours de la même largeur; ils n'ont pas toujours la même direction, et quelquefois ils ont, pour ainsi dire, glissé un peu à côté.

En outre les traits ne forment pas partout des rangées continues. Dans la troisième cellule il y en a qui ne se prolongent pas dans la deuxième. Dans le prolongement d'une des raies, qui parcourt les cellules costale et sous-costale nous voyons quatre traits moins larges et une tache dans l'aile gauche se terminant par trois traits.

Dans le reste de la surface de l'aile le motif réticulé domine.

Quoiqu'il y ait un certain nombre de traits, — mais le plus souvent transformés et ramifiés, joints l'un à l'autre, élargis dans leur partie moyenne, ou devenus plus étroits et affaiblis — le motif réticulé occupe une partie très considérable de la surface de l'aile, indiquant encore sa connexion avec les traits transformés.

Ici comme dans les Cossides les mailles diffèrent en grandeur et en clarté; elles se sont développées très bien le long du bord postérieur. La nervure transversale entre le cubitus et la nervure anale est entourée d'une large bande colorée.

Les taches marginales nervurales sont grandes et nettes; apparemment elles font partie du réseau coloré; on rencontre dans quelques-unes de petits espaces moins pigmentés.

Au milieu de l'aile trois taches se présentent, formant les sommets d'un triangle, dont les côtés se prolongent parallèlement aux bords de l'aile. Ces taches ont l'air poilu; les poils sont plus

longs et plus rapprochés l'un de l'autre que dans les autres parties de l'aile. Dans la forme typique (n° 5) les taches poilues sont également présentes. Au dessous de l'aile antérieure on les observe aussi; mais elles sont moins apparentes, ce qui tient sans doute au nombre plus petit de poils.

L'aile postérieure.

L'aile postérieure est brunâtre avec un éclat violacé. Une large bande jaune se prolonge du bord antérieur, près du sommet de l'aile, jusqu'au bord externe. Dans cette bande oblique quelques traits transversaux se présentent près du bord antérieur de l'aile; dans la partie postérieure nous voyons les vestiges d'un dessin réticulé.

Les taches marginales nervurales sont présentes, mais n'atteignent pas les dimensions de celles de l'aile antérieure.

9. *Neuronia reticulata* L.

(Pl. IX, fig. 6).

Allemagne. Collection du Musée de Leyde.

L'aile antérieure.

Ce Trichoptère possède un dessin qui se compose presque entièrement de traits dans leur forme la plus simple; aussi bien dans la partie proximale que distale; dans la dernière région ils sont un peu plus transformés que dans la première, car ils s'y unissent quelquefois en forme de V ou W, et on remarque ça et là une anastomose; quelques-uns se sont un peu élargis au milieu, un autre est un peu plus raccourci et n'atteint pas les nervures.

La cellule costale présente aussi ce motif; des traits analogues se joignent avec quelques-uns des autres cellules, de la même manière que nous l'avons vu chez *Neuronia imp.* var. *regina.* Cette jonction manque tout à fait dans d'autres cas. Les deux ailes de mon exemplaire sont, sous ce rapport, différentes; dans l'aile droite la correspondance des éléments des cellules voisines

est mieux développée que dans l'aile gauche. Les taches marginales nervurales sont également présentes.

L'aile postérieure.

Les ailes postérieures ont aussi des vestiges de traits transversaux à un plus haut degré que les autres espèces de *Neuronia*. On rencontre ces vestiges dans les régions distales et dans le voisinage du sommet; les taches marginales sont bien développées et les nervures transversales sont accompagnées d'une bordure foncée.

Il est évident que l'aile postérieure possède le même dessin que l'aile de devant, mais très affaibli et en partie effacé.

Chez *Phryganea commixta* (Musée de Leyde) l'analogie entre l'aile de devant et celle de derrière est encore plus grande; la dernière ayant mieux maintenu son dessin.

CHAPITRE III.

Les divers motifs.

En décrivant les Cossides et quelques représentants d'autres ordres d'Insectes, nous avons vu que le dessin, si compliqué qu'il soit apparemment, se compose d'un nombre de motifs relativement petit. Pour rechercher le caractère plus ou moins primitif de ces motifs, il est nécessaire d'en avoir une image exacte; raison, pour laquelle j'ai cru utile d'en faire précéder une description détaillée.

Une seule fois nous citerons des espèces non-décrites, pour servir d'exemple; dans ce cas j'emploie toujours des exemplaires de la collection de Kallenbach.

a. Les traits transversaux internervuraux.

Ce sont de petites lignes qui s'étendent d'une nervure longitudinale à la voisine, qui se bornent donc à une seule cellule. En général leur direction est perpendiculaire à ces nervures; dans quelques cas ils s'y rattachent sous un angle plus ou moins grand.

(*Arbela* sp., Pl. VIII, fig. 9 et 10); leur largeur est très différente; tantôt elles se présentent comme des traits tracés avec une plume fine, tantôt elles ont l'air de petits blocs et leur largeur peut atteindre à peu près deux tiers de leur longueur. Rarement nous les voyons se développer régulièrement sur toute la surface ailaire; je trouve ce cas chez *Eriocrania sparmannella* F. (Pl. VIII, fig. 11) et chez *Calpe capucina* Esp. (Pl. VIII, fig. 12), mais seulement dans l'aile antérieure.

Dans le cas ordinaire on les rencontre dans certaines parties de l'aile; le plus souvent dans la marge antérieure du dessus; mais aussi dans celle de l'aile postérieure et en beaucoup de cas aussi au dessous des deux ailes. Chez *Prionoxystus robiniae* Boisd. (Pl. VIII, fig. 7 et 8) ce motif est restreint au bord antérieur et à quelques cellules voisines, aussi bien dans l'aile de devant que dans celle de derrière; tandis que les autres régions sont ornées d'un autre motif.

Chez *Cossus cossus* nous le rencontrons dans une partie très considérable et c'est seulement la région distale qui est décorée d'une autre manière.

Les parties en éventail des deux ailes se comportent, quant à leur dessin, très différemment; tandis que sur l'aile antérieure cette partie porte le motif des traits transversaux fréquemment dans une forme simple ou peu modifiée, celle de l'aile postérieure est le plus souvent presque entièrement privée de dessin, ou l'on peut seulement en observer quelques rudiments.

Si nous examinons les cellules séparément, les traits paraissent être rangés régulièrement à de petites distances (*Eriocrania sparmannella*, *Calpe capucina*); ou une différenciation a eu lieu, de sorte que quelques-uns ressortent fortement sur le fond, tandis que d'autres ont acquis une teinte si terne, qu'ils sont à peu près invisibles. De semblables cas se trouvent dans les Cossides, par exemple, dans *Cossus cossus*. Une certaine régularité peut se produire, quand les traits sont alternativement clairs et foncés; cette régularité manque quand les ornements de différentes teintes sont placés arbitrairement.

Les éléments plus larges sont quelquefois développés d'une façon particulière, et peuvent être composés de deux traits foncés qui limitent un champ interjacent moins foncé que les traits, mais plus obscur que le fond de l'aile; ce qui peut nous faire croire que nous n'avons pas ici affaire à un, mais à deux traits. L'espace enfermé se serait assombri, de sorte que sa teinte se serait rapprochée davantage de celle des lignes qui l'enferment. Il faut ajouter que cela n'est vrai que pour quelques éléments élargis et qu'il n'est pas nécessaire, (cela serait même invraisemblable), que tous les éléments élargis de ce motif aient tiré leur origine de cette façon. Dans beaucoup de cas il n'y a aucune indication d'un champ plus clair au milieu d'un trait large et l'élargissement semble exclusivement dû à une extension plus grande du pigment d'un seul élément.

Quoique la couleur du dessin soit presque toujours plus foncée que celle du fond, dans une seule espèce nous rencontrons le cas inverse: des traits clairs sur un fond pigmenté, savoir: dans *Calpe capucina*, qui en effet paraît avoir un dessin remarquable, car cette coloration particulière est accompagnée d'une disposition également exceptionelle des écailles. Celles des lignes blanches sont rangées en séries transversales, contrairement à celles des champs colorés du fond et on peut observer près des lignes blanches, des rebords montants; la couche des écailles étant, pour ainsi dire coupée ici en direction transversale. Van Bemmelen a observé la même disposition chez maintes Hépialides. Vue au microscope la cellule contient un certain nombre de groupes d'écailles; groupes qui sont rangés entre eux comme les écailles d'un reptile.

b. Les traits arqués ou courbés.

Les traits arqués se règlent, comme les éléments mentionnés sub *a*, dans le cours des nervures, mais tandis que les derniers sont droits, une seule fois avec quelques „tressaillements", les premiers ont une courbure distincte. Nous avons un très joli exemple en *Dalaca assa,* Hépialide qui porte justement un des-

sin aussi capricieux, parce que les courbures des éléments ne sont pas toujours également fortes ou dans la même direction ; tantôt elles ont le côté convexe vers la racine de l'aile, tantôt vers le bord externe. Parmi les éléments arqués ce Lépidoptère a des traits droits, placés obliquement dans la cellule et formant avec ceux des cellules voisines une ligne oblique, qui dépasse maintes nervures.

Dans quelques endroits les éléments arqués se sont unis pour former des figures en forme de ( ), d'autres combinaisons ont la forme de × ou de sablier.

Des traits courbés se trouvent aussi chez *Dicranura vinula*; dans la partie basale de quelques cellules nous remarquons des traits droits, plus distalement des figures courbées qui se transforment vers le bord externe en lignes en forme de chevron et ensuite près du bord dans une strie longitudinale médiane.

On trouve les éléments courbés chez maintes Bombycides, Noctuides et Géométrides, où ils se rangent souvent en lignes ondulées.

c. Les traits en forme de sablier.

On trouve sur les ailes de certaines Cossides (voir fig. 9), mais surtout, comme Van Bemmelen l'a montré, sur les ailes de beaucoup de Hépialides et dans ce groupe avec une régularité remarquable, quelques traits en forme de sablier.

Ce sont des figures, s'étendant d'une nervure longitudinale à la voisine, se rétrécissant au milieu et s'élargissant aux extrémités, de sorte qu'elles renferment un espace ovale dans lequel une tache en forme d'anneau se peut présenter. Chez plusieurs, comme par exemple *Charagia mirabilis* ♀ on voit ces éléments de dessin sur les deux faces de l'aile de devant et de celle de derrière. Quelques autres espèces qui nous fournissent également de bons exemples de ce motif sont: *Charagia ramsayi*, *Charagia eximia* ♀, *Hepialus rosatus* etc.

d. Les traits effilochés.

Le dessous des ailes de *Vanessa io* porte un dessin intéressant, dont nous indiquerons les éléments sous le nom de *traits effilochés*,

(*rafelstreepjes*), motif que je n'ai pas observé dans les Cossides. Dans cette Vanesse les traits effilochés ont une couleur noir mat qui dans une lumière incidente, sous un certain angle, ressort fortement sur le fond noir luisant, tandis que sous un autre angle, la surface ailaire fait l'impression d'être teintée uniformément.

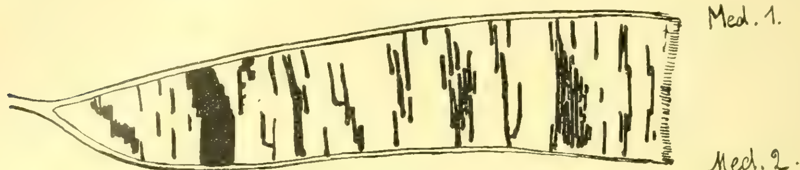


Fig. 11.
Cellule du dessous de l'aile postérieure de *Vanessa io* avec les traits effilochés.

Ce sont des traits très étroits, qui vus au microscope, ne se composent que d'une seule rangée d'écailles, qui va dans la même direction que les traits transversaux internervuraux, c'est à dire perpendiculairement aux nervures longitudinales. Quelques traits effilochés parcourent toute la cellule; d'autres seulement une partie; ces derniers sont réunis aux nervures par un de leurs bouts, ou en sont totalement détachés. Ce qui est très curieux, c'est qu'ils sont rangés très souvent par petits groupes. Ces groupes forment une transition aux traits transversaux ordinaires. On rencontre encore d'autres formes intermédiaires dans la marge antérieure, où on remarque des traits ordinaires qui sont un peu effilochés ça et là.

On trouve très souvent ce motif dans les Vanessides: sauf dans *Vanessa io*, déjà mentionné, aussi dans *urticae*, et principalement au dessous de l'aile postérieure; sur l'aile antérieure nous rencontrons quelque chose d'analogue, mais plus vague pour deux raisons:

1° parce que la longueur et le nombre en est plus petit;

2° parce qu'ils sont plus affaiblis en coloris que sur l'aile postérieure.

Puis chez *Vanessa L-album* Esp. au dessous et dans la marge du dessus; chez *Vanessa antiopa* L. dans les mêmes endroits; et chez *V. xanthomelas* Esp., *V. polychloros* L., *Polygonia C-album* L., *P. interrogationis* F., *P. egea* Cr., *Canace charonia* Drury, etc.

En outre nous trouvons ce motif dans une toute autre branche de l'ordre des Lépidoptères, notamment les Géométrides: *Stegania dilectaria* Hb., *Ephyra pendularia* Cl., *E. porata* F., *Selenica bilunaria* Esp., *Ourapteryx sambucaria* L., *Angerona prunaria* L., *A. prunaria* ab. *sordata* Fusc., *Epione apicaria* Schiff., des espèces de *Synopsia* et de *Boarmia*, *Hemerophila nycthemeraria* Hb., *Fidonia roraria* F. etc.

e. Les rangées internervurales longitudinales de taches.

Les éléments sont, comme le nom l'indique déjà, des taches rangées sur les bissectrices des cellules. Elles sont ordinairement ovales, leur grand axe est perpendiculaire aux nervures longitudinales.

Chez *Zeuzera pyrina* qui nous donne un bon exemple, ces taches se trouvent à des distances régulières; pourtant elles peuvent se toucher et s'unir.

Mayer a trouvé „une loi" en rapport avec la forme.

D'après lui, elles auraient une symétrie bilatérale aussi bien dans la couleur que dans la forme et l'axe de symétrie serait parallèle aux nervures longitudinales. Mais dans *Zeuzera* cette loi n'est pas rigoureuse; on pourrait prendre avec le même droit l'autre axe, perpendiculaire à celui de Mayer, comme axe de symétrie. Dans ces deux cas, je présume que le nombre des exceptions serait également grand. Une autre „loi" du même auteur nous apprend que les taches des cellules voisines ont des places homologues et qu'elles forment des rangées transversales.

Sans doute, de pareils cas se présentent, mais ce ne sont pas, selon notre avis, des dispositions primaires. Cette „loi" ne se constate pas dans les dessins que j'estime les plus primitifs.

Le plus souvent la tache est une figure ovale ne touchant pas aux nervures longitudinales; pourtant il peut y avoir des différences assez grandes dans la relation des dimensions; quelques-unes sont aplaties et un peu allongées, de sorte qu'elles se rapprochent plus aux nervures et qu'elles ont une certaine ressemblance avec les traits; d'autres sont plus compactes, deviennent isodiamétriques, ou leur largeur surpasse même leur longueur.

Il y a aussi des différences de teinte; nous avons vu chez *Zeuzera pyrina* que la cause de l'affaiblissement est la diminution en nombre des écailles aussi bien que leur rétrécissement en largeur.

f. Le motif réticulé.

Dans beaucoup de Cossides, les ailes sont très souvent ornées, dans la marge externe, d'un dessin réticulé. Dans un seul cas les mailles sont assez régulières; mais ordinairement il n'est pas question de régularité; des mailles de différentes dimensions, grandes et petites, alternent librement; la forme peut être également très différente, quoiqu'on puisse dire qu'elles sont le plus souvent polygonales; un type différent se trouve là où les parties du réseau ne se joignent pas partout; il va sans dire que de cela peut résulter des figures capricieuses.

Les lignes qui forment le réseau, ont une couleur plus foncée que l'espace qu'elles renferment. Quant au diamètre de ces mailles, celui-ci atteint tantôt la moitié de la hauteur d'une cellule, tantôt le tiers, le quart ou même un sixième, dans quelques cas peut-être encore des dimensions plus minces.

Comme dans les traits, nous avons affaire à de grandes différences dans la largeur des lignes du réseau; quand ces lignes s'élargissent, les espaces renfermés diminuent et tout le dessin acquiert un coloris plus foncé. Un pareil assombrissement peut avoir une autre cause; les espaces des mailles peuvent s'assombrir et se rapprocher, en teinte, au réseau.

J'ai observé ces deux cas à plusieurs reprises dans les Cossides. Dans l'aile où ce motif apparaît en compagnie de celui mentionné sub *a*, il y a toutes sortes de transitions entre ces deux dessins. Ces transitions sont:

1° des traits arqués irrégulièrement;

2° des traits ramifiés;

3° des traits anastomosant l'un avec l'autre;

4° le réseau dans lequel la direction transversale des éléments prédomine.

J'ai rencontré ordinairement les traits transversaux dans la partie basilaire de l'aile, les transitions au milieu, tandis qu'une marge plus ou moins large était pourvue du motif réticulé.

Dans quelques espèces, *Cossus palmaris* par exemple, le réseau des parties distales de quelques cellules était vraisemblablement réduit ou oblitéré, le pigment s'était amassé au milieu, formant ici une poutrelle foncée.

g. Les lignes et bandes transversales.

La différence entre ces deux motifs est déjà indiquée par leurs noms. Par bandes nous entendons les marques plus larges, quoique la limite ne soit pas toujours facile à reconnaître. Ces motifs sont tellement répandus dans l'ordre des Lépidoptères, qu'il y a peu de groupes qui ne les possèdent.

En particulier nous les remarquons dans les Bombycides, les Noctuides, les Géométrides et les Rhopalocères.

Les lignes et les bandes peuvent être de construction, de forme, de longueur et de direction différentes.

La ligne ou la bande se compose toujours d'autant de fragments qu'elle parcourt de cellules, ce qui est très facile à observer, parce que, ordinairement, soit la direction, soit la largeur change un peu à chaque nervure que le motif dépasse. Quelquefois les composants ne se sont rattachés dans leur prolongement qu'incomplètement, de sorte qu'il semble qu'un glissement s'est produit.

Quelquefois elles sont entrecoupées par les nervures, comme on peut le voir chez *Arbela* sp. (Pl. VIII, fig. 9 et 10); une interruption distincte se présente souvent là où elles se sont développées du réseau coloré, comme dans les différentes formes de *Xyleutes* (Pl. VII). Dans ce cas elles n'ont pas de lignes de délimitation fixement tendues, mais elles ont des bords dentelés, qui s'unissent insensiblement aux autres parties du réseau.

Chez *Cossus cossus* nous rencontrons des lignes qui ne parcourent qu'une partie de l'aile, nous trouvons, sous ce rapport, toutes sortes de modification: il y en a qui se bornent à deux cellules, mais aussi d'autres qui en parcourent plusieurs. En ce

qui concerne la direction, celle-ci peut également varier, aussi bien dans les différentes espèces, que dans les individus divers de la même espèce.

Quelquefois elles suivent la direction du bord externe, en d'autres cas elles s'en écartent sous un certain angle; l'ouverture de cet angle peut se diriger en avant ou en arrière. J'ai pu observer dans un exemplaire de *Cossus cossus* que la grande ligne médiane et la ligne extérieure étaient à peu près parallèles, tandis que dans un autre elles formaient un angle d'environ 60°.

Le nombre des lignes et des bandes n'est pas toujours le même dans les divers individus d'une même espèce; nous en avons des exemples probants dans *Cossus cossus*. Dans un spécimen de ce Lépidoptère les lignes ne ressortent presque pas sur le réseau et je n'ai pu trouver que de petits fragments ça et là.

Est-ce que nos investigations ont confirmé la théorie d'EIMER quant au nombre des bandes? Nullement.

Aucun fait en faveur du nombre de onze. Que les bandes ne se comportent pas toujours de la même manière dans leurs parties différentes, nous pouvons le voir dans les ailes postérieures de diverses Sphingides, où la partie antérieure n'est indiquée que vaguement et la partie postérieure est fortement développée.

C'est dans les Bombycides, Noctuides et Géométrides que les lignes ondulées jouent un rôle important, chaque fragment d'une telle ligne représente un trait arqué. Si les composants ont la forme d'un chevron, la ligne entière forme un zigzag, comme nous le voyons chez *Saturnia pyri* Schiff.

Un ensemble gracieux de lignes transversales serrées nous est offert dans le dessin de *Brahmaea certhia* F.

h. Les taches du bord externe.

Celles-ci peuvent être nervurales et internervurales. Si elles appartiennent au premier groupe, elles sont en relation étroite avec le dessin réticulé, du moins quand celui-ci occupe la marge; elles sont alors fortement développés et ont l'air de faire partie du réseau coloré qui s'est assombri ici. Quand le motif des traits transversaux occupe la partie distale de l'aile, elles se trou-

vent en connexion avec ce motif. Dans quelques cas ces pigmentations se présentent d'une manière différente de celles qui se trouvent dans les autres parties de l'aile. Ainsi chez *Zeuzera pyrina*, les taches qui ne sont pas situées le long des bords présentent toutes les teintes possibles de noir, tandis que les taches marginales maintiennent leur coloris foncé. Il ne faut pas oublier que le même phénomène se produit aux marges antérieure et postérieure, quoique les taches soient ici des internervurales.

De cette observation on pourrait conclure que la nature différente des taches chez *Zeuzera* ne peut être attribuée à leur disposition diverse: soit sur, soit entre les nervures, mais doit être expliquée par leur situation en regard de la périphérie.

Nous rencontrons chez *Dicranura vinula* des taches marginales *inter*nervurales, qui sont en relation apparente avec les dessins en forme de chevron de cette espèce.

i. Les figures internervurales longitudinales.

Celles-ci se présentent comme des lignes étroites dans *Dicranura vinula,* comme des stries plus étroites ou plus élargies chez *Endoxyla ligneus* (Pl. VIII, fig. 5) où l'on peut distinguer facilement la relation avec le réseau qui du reste est assez indistincte. Dans *Xyleutes* (Pl. VII, fig. 3, 5, 7 et 8) ce sont des poutrelles dentelées, c'est à dire des figures larges mais courtes. De semblables figures peuvent se ranger dans ce genre en forme de bandes transversales.

j. Les colorations des nervures.

Nous pouvons distinguer: les colorations des nervures longitudinales et celles des nervures transversales. Les dernières sont très communes et peuvent faire partie du dessin ou être sans rapport avec l'ornementation de l'aile.

Les nervures longitudinales sont colorées dans maintes Piérides, mais aussi dans quelques Cossides, par exemple dans *Xyleutes d'urvillei* et d'une façon élégante dans la Saturnide: *Graëllsia isabellae* Graëlls.

Beaucoup d'ornements compliqués peuvent prendre naissance de la combinaison de ces motifs simples.

Si l'on songe que les différentes couleurs des ornements peuvent augmenter le nombre des combinaisons, ainsi que les modifications de la couleur du fond de la surface ailaire entière ou partielle, qu'en outre le nombre des dessins augmente par l'affaiblissement ou le noircissement de certains éléments, on comprendra la possibilité d'une quantité énorme de variations quant à l'ornementation.

Ce qui est curieux c'est qu'il se produit toujours un ensemble qui satisfait au sentiment du beau; auquel sans doute la symétrie bilatérale de l'animal et la forme élégante des ailes contribuent.

CHAPITRE IV.

Le dessin primitif et ses modifications.

Après avoir étudié les motifs élémentaires, nous pouvons nous demander: lequel de ces motifs peut être considéré comme le plus ancien. Nous avons déjà vu, que divers auteurs adoptent, comme tel, les bandes transversales d'Eimer.

Mais dans les bandes nous croyons voir un motif composé, car les fragments se présentent aussi séparément, non-joints en bandes qui parcourent toute la largeur de l'aile. En outre il est impossible d'admettre ces fragments séparés comme des parties de bandes décomposées, parce qu'on trouve dans les familles primitives, comme les Cossides, les Hépialides et les Microptérygides, ces fragments, les traits internervuraux, plus souvent indépendants qu'enchaînés l'un à l'autre, tandis que les bandes, quand elles sont présentes, sont fréquemment dans un état incomplet.

Cela ne plaide pas en faveur de la théorie d'Eimer.

Il n'y a qu'un pas entre le motif des taches longitudinales, internervurales et celui des traits transversaux.

On aperçoit souvent des transitions entre ceux-ci, ce qui est aussi le cas avec les traits et le motif réticulé. Qu'ils soient intimément liés, personne ne pourra le nier.

Ces deux derniers peuvent même se suppléer dans des cellules analogues de deux individus de la même espèce.

Les rangées longitudinales de taches n'ont pas, à beaucoup près, une très grande extension dans les Cossides, les Hépialides et les Microptérygides; le réseau qui est commun aux Cossides ne se rencontre guère dans les autres branches des Lépidoptères, mais les traits se retrouvent partout; par conséquent, quant à l'ancienneté du dessin, l'attention est surtout attirée sur le dernier motif. Il y a encore beaucoup d'autres arguments en faveur de ce dessin et nous allons maintenant les classer aussi bien que possible.

Argument I. Le motif des traits est très commun dans les familles primitives.

On peut considérer comme telles: les Hépialides, les Cossides et les Microptérygides.

Hépialides.

Divers auteurs soit qu'ils aient étudié la nervation, la forme des ailes ou les organes intérieurs, sont toujours arrivés à la conclusion que cette famille possède beaucoup de caractères primitifs, à côté de quelques-uns acquis secondairement. Les ailes de devant et de derrière se ressemblent par exemple beaucoup plus que dans les Lépidoptères plus évolués en forme et en constitution de la nervation.

La partie basilaire de la nervure médiane a été conservée, il y a trois paires de ganglions séparées dans le thorax et il existe cinq paires de ganglions distinctes dans l'abdomen; l'intestin antérieur ne possède qu'un renflement, au lieu de jabot; il n'y a qu'une seule ouverture génitale femelle, par le manque d'une poche copulatrice communiquant au dehors par un canal propre; les testicules sont incolores et ne s'unissent pas; l'abdomen et le thorax sont très allongés, le dernier portant des ailes souvent très éloignées l'une de l'autre; les ailes antérieures sont pourvues d'un joug, petit appendice de la membrane ailaire près de la racine.

Dans ma communication provisoire (10) dans laquelle j'ai déjà publié les principaux résultats de cette étude, j'ai mentionné que le motif des traits se trouve aussi dans quelques Hépialides. Plus tard j'ai pu observer qu'on le rencontre chez beaucoup de représentants de cette famille; dans sa forme la plus simple chez diverses espèces de *Phassus* et quelque peu transformé en traits arqués chez *Dalaca assa*, par exemple.

Microptérygides.

Cette famille présente, irréfutablement, une des organisations les plus primitives de tous les Lépidoptères et surtout le genre *Micropteryx* Hb. (*Eriocephala* Curt.). Walter (76, 77) a observé ici des mandibules, fonctionnant encore, les lames de la mâchoire n'étant pas encore transformés en trompe, tandis que la lèvre inférieure possède aussi un caractère primitif.

La nymphe est une vraie nymphe (pupa libera) c'est à dire que les ailes, les antennes et les pattes ne sont pas collées au corps, ainsi que dans les autres Lépidoptères. Chapman (12) a découvert que la nymphe d'*Eriocrania* avait de grandes mandibules mobiles servant à la chrysalide pour sortir de son cocon; la chenille a 22 pattes, par conséquent elle les possède aussi aux segments qui en sont dépourvus dans les chenilles des Lépidoptères plus avancés.

Les ailes sont pourvues d'un joug, comme dans les Hépialides. Le nombre des nervures transversales est assez grand; les ailes de devant et de derrière se ressemblent beaucoup; les paires de ganglions du thorax sont encore distinctes et il y a un seul orifice génital femelle.

Les organes reproducteurs mâles, à cause de leurs testicules incolores, sont moins différenciés que dans les autres Lépidoptères.

La présence des ocelles indique la grande ancienneté de ce groupe.

Et maintenant le dessin.

Celui-ci, au moins chez *Eriocrania sparmannella* F. que j'ai étudiée, ne se compose que d'un motif et c'est le motif des traits.

Cossides.

Les Cossides présentent, relativement parlant, une organisation peu évoluée; l'abdomen est allongé, les ailes sont quelquefois à peu près homonomes, ressemblant à celles des Hépialides, les paires de ganglions ne se sont pas encore confondues; l'intestin antérieur n'a qu'un simple renflement au lieu d'un jabot, ce qui, d'après Petersen, (62) prouve que ces animaux sont restés à un degré inférieur d'évolution.

En analysant les dessins nous avons trouvé un grand nombre de motifs, comme la striation transversale, des poutrelles et des séries de taches longitudinales, mais, avant tout, le motif réticulé et celui des traits transversaux.

C'est de ce dernier que nous avons vu de brillants exemples comme dans *Xyleutes* sp., *Xyleutes strix*, *Cossus cossus*, *Cossus palmaris* etc.

Il va sans dire qu'il ne suffit pas qu'un groupe donné soit primitif en général pour que tous les caractères de ce groupe le soient également.

Il n'arrivera jamais qu'un tel individu ne possède pas d'autres caractères que des primaires; ordinairement, tout leur habitus et leur morphologie interne est un mélange de primaire et de secondaire et tout groupe primitif présente de nombreuses différenciations sous l'un ou l'autre rapport. C'est aussi le cas avec les Hépialides, famille très simple, mais avec un dessin, quelquefois différencié et spécialisé à un haut degré.

Mais, cependant, on a plus de chances de trouver des caractères primaires chez une forme ancienne que dans des espèces qui sont plus évoluées dans leur organisation générale. Dans un certain organe même, malgré ses différenciations, on rencontre souvent, si nous recherchons avec soin, des qualités qui rappellent son état primitif, quand cet organe appartient à un animal ancien, géologiquement parlant.

Un exemple probant nous est fourni par beaucoup d'espèces de Hépialides, qui dessinées d'une façon brillante et compliquée, portent quelquefois sur le fond de cette riche ornementation, un

dessin très simple, très originel, le dessin des sabliers, sur lequel van Bemmelen (7, 9) a appelé l'attention, comme nous l'avons vu.

Argument II. Les autres motifs peuvent être facilement dérivés des traits transversaux internervuraux.

Nous trouvons toutes sortes de transitions entre le motif, à notre sens primitif, et ceux qui sont mentionnés plus haut. Nous pouvons nous imaginer aisément, comment les rangées de taches de *Zeuzera* ont pris naissance des traits; les formes intermédiaires sautent immédiatement aux yeux, quand on a beaucoup d'exemplaires à sa disposition. Quand le trait s'écarte un peu de la nervure et s'élargit au milieu, il est transformé dans une des taches de *Zeuzera.*

Nous observons ça et là des ramifications des traits; quand les branches s'unissent avec celles d'un élément voisin, le dessin réticulé se produit.

Nous avons déjà énuméré les formes de transition qu'on peut rechercher dans les Cossides entre ces deux motifs, ils peuvent vicarier, comme nous l'avons vu, même dans des cellules analogues. C'est le réseau que nous avons vu se changer en poutrelles ou en stries longitudinales par le noircissement de parties déterminées et l'affaiblissement du dessin de l'entourage (voir fig. de texte 2).

Les traits transversaux internervuraux peuvent se réunir en bandes, dont nous voyons la formation, pour ainsi dire, dans les ailes de *Cossus cossus*; on remarque ici des bandes imparfaites, bandes dont les fragments ont un peu glissé, bandes qui sont doubles quelquefois en quelques endroits.

En résumé nous pourrions dire: *Cossus cossus* a la tendance à faire apparaître des bandes dans son dessin, mais n'y réussit pas toujours.

Les lignes ondulées de beaucoup de Bombycides ne sont que de modestes modifications des lignes droites.

Les traits peuvent se courber et produisent dans ce cas les figures de *Dalaca assa* ou de *Dicranura vinula.*

Ces traits courbés peuvent se présenter en forme de < et devenir, comme dans *Dicranura vinula* des stries internervurales longitudinales tendues rigidement.

Les lignes arquées peuvent se réunir pour former des figures en forme de sabliers, comme nous le voyons dans quelques Hépialides. Je ne veux pas dire que tous les sabliers de cette famille aient tiré leur origine de cette façon ; on peut s'imaginer aussi que les traits ordinaires se sont rétrécis au milieu en s'élargissant aux bouts. On devra rechercher par comparaison exacte des dessins des diverses espèces, quelle origine est la plus probable.

Quand nous nous figurons que les traits ordinaires se fendillent, s'effilochent en traits plus minces, nous avons affaire au dessin du dessous des Vanesses.

Les formes de passage se rencontrent souvent dans la marge antérieure de l'aile de derrière.

Dans cette marge nous rencontrons le même dessin que nous voyons presque partout, mais quelques-unes des figures commencent déjà à s'effilocher.

Cette transformation semble avoir été apte à donner à l'animal un aspect propre à le protéger. C'est pourquoi nous trouvons ce motif justement au dessous des ailes; c'est celui-ci, qui reste visible dans la position de repos, tandis que les dessus brillants sont cachés. Tous ceux qui ont vu subitement disparaître une Vanesse, posée sur un tronc d'arbre ou sur le sol, au moment où elle fermait les ailes, étalées d'abord, ne doutera plus de l'aptitude de ce dessin à dérober l'animal à la vue de ses ennemis.

Chacun connaît la livrée des Noctuides, leur ligne ondulée ou en zigzag, leur lignes transversales complète et incomplète et leurs taches orbiculaire, réniforme et pyramidale.

Si l'on analyse ce dessin on ne trouve que des traits transversaux. En ce qui concerne les lignes, on le conçoit directement, mais on aura plus de peine à retrouver notre motif dans les taches susdites.

On peut suivre la route par laquelle certains traits ordinaires ont évolué en taches, par la comparaison de différentes espèces,

d'*Agrotis* par exemple. Quand on range ces espèces dans un ordre défini, on voit les traits droits se transformer en traits courbés, et ces derniers s'unir pour former une tache ronde ou réniforme.

Il est évident que la délimitation des taches translucides dans *Antheraea yamamai* Guér. se compose de traits transversaux, ce qui est encore plus visible dans les taches translucides en forme de fissure dans *Caligula japonica* Moore.

Ce qui est très intéressant, c'est que ces lignes de démarcation sont les seuls traits transversaux qu'on rencontre sur la surface ailaire de la magnifique *Actias artemis* Brehm.

Outre les ornements des nervures transversales, quelques bandes parallèles au bord externe présentent ce motif dans *Graëllsia*. Nous pouvons même dériver l'oeil brillant des ailes postérieures de *Smerinthus ocellata* de ce simple élément de dessin, mais d'une manière indirecte.

Cet oeil paraît notamment avoir évolué de fragments de bandes, comme la comparaison avec des formes apparentées peut nous le montrer. Je voudrais m'arrêter un moment à ce papillon. Les ailes postérieures de la plupart des Sphingides possèdent peu d'ornementation. Nous observons, pourtant, souvent sur le fond jaune ou rougeâtre une bande noire, limitée indistinctement. Cette bande se prolonge à quelque distance parallèlement au bord externe.

Là où l'aile présente une échancrure dans le voisinage de la queue, la bande touche le bord externe, par exemple dans *Dilina tiliae*. Dans quelques exemplaires de cette espèce la partie antérieure de la bande s'affaiblit, tandis que la partie postérieure conserve sa teinte. C'est ce qu'on rencontre aussi dans *Smerinthus tartarinovii*; celui-là montre dans le voisinage de la queue une pigmentation noire prononcée dont la continuation est à peine visible. Cette pigmentation est devenue plus compliquée dans *Smerinthus kindermanni* et consiste ici en deux lignes bleues, délimitées en dehors par deux petites lignes noires, tandis que l'espace étroit entre ces deux raies bleues est également coloré en noir. L'ensemble forme une tache qui aboutit subitement à la cubitale 2.

C'est *Smerinthus coeca* qui a évolué un peu plus loin; les lignes bleues se sont courbées, elles sont un peu plus courtes que les lignes noires qui les entourent, en sorte qu'une tache en forme d'oeil commence à se former. Cet oeil atteint son évolution la plus haute dans *Smerinthus ocellata*. Les lignes bleues courbées se sont unies en formant un anneau; mais on peut voir distinctement où la réunion a eu lieu, car là où l'axe, parallèle au bord externe, coupe l'anneau, celui-ci est rétréci; à partir de ces points l'anneau s'élargit graduellement. Nous avons donc un anneau bleu, qui renferme un noyau noir et qui est lui-même entouré d'une bande noire. Si alors le rouge de l'aile s'amasse autour de cette figure, c'est l'oeil brillant de notre *Smerinthus* qui prend naissance.

Il y a encore d'autres taches en forme d'oeil qui peuvent être expliquées aussi simplement, comme nous l'avons fait plus haut quant aux taches translucides.

Ce sont entre autres les taches de *Parnassius apollo*. Que ces taches soient renfermées souvent entre deux nervures longitudinales, c'est pour MAYER la preuve que l'évolution a commencé dans un point des plis bissectrices des cellules et il a été obligé de chercher une autre explication pour les taches qui occupent deux cellules. Cependant ces deux espèces de taches peuvent être regardées du même point de vue, quand on voit dans les lignes de délimitation des traits transversaux qui se sont courbés en sens divers et qui ont fini par se réunir pour former un anneau. Nous avons affaire à deux traits, si ce sont de petites taches, et à quatre dans l'autre cas.

Qu'ils n'atteignent pas toujours la nervure, cela ne prouve rien et n'est pas un argument contre notre point de vue; il y a beaucoup d'exemples de traits qui se sont détachés des nervures.

Argument III. On rencontre le motif des traits dans presque tous les groupes supérieurs des Lépidoptères.

Je n'ai besoin au fond que d'alléguer l'ornementation de la marge antérieure. Celle-ci s'accorde, dans les formes inférieures,

avec le dessin des autres parties de l'aile, comme nous l'avons vu dans les Cossides et les Microptérygides, mais dans les espèces plus différenciées l'autre partie de l'aile présente un dessin tout différent.

Comme on voit cette ornementation se répéter dans les Rhopalocères, les Noctuides et les Géométrides toujours dans la même forme qu'elle a chez les types primitifs, on ne saurait refuser à ce motif une grande ancienneté. Nous pouvons faire ressortir cela mieux encore en le mettant en rapport avec ce que nous avons dit plus haut.

Il s'agit donc d'un dessin qu'on trouve sur toute la face ailaire ou sur une grande partie chez les formes anciennes, dans quelques endroits seulement chez les formes plus évoluées.

Cela ne peut conduire qu'à la conclusion que l'ornementation de la marge antérieure des Vanessides, des Noctuides, des Géométrides et de beaucoup d'autres n'est que le dernier vestige d'un dessin originel perdu.

Si donc ce motif se retrouve si souvent, c'est un argument qui plaide en faveur de sa nature primitive.

C'est non moins le cas avec le fait que le même motif surgit partout dans l'ordre des Lépidoptères et occupe ça et là toute la surface de l'aile.

Nous avons déjà mentionné *Calpe capucina*; ajoutons les *Drépanides* et *les Tortricides.*

Dans cette dernière famille nous énumérerons parmi une grande multitude les formes suivantes: *Rhacodia emargana*, *Pandemis ribeana*, *Teras contaminaria*, *Tortrix piceana*, *T. rosana*, *T. sorbiana*, *Pandemis corylana.* Parmi les Drépanides: *Oreta pulchripes*, *Oreta calceolaria*, *Drepana lacertinaria.* Je l'ai également retrouvé dans quelques Lycénides, savoir: dans *Lampides theophrastus.*

Dans les Nymphalides on a considéré comme assez primitif le dessin de quelques espèces d'*Argynnis*; je suis d'accord sur ce point, car, par un examen plus attentif, beaucoup de „taches" paraissent être des traits transversaux internervuraux.

Argument IV. On le rencontre sur quelques ailes de chrysalides et quelquefois dans les ailes interpupales, tandis qu'ils ont disparu dans les ailes imaginales.

POULTON a étudié les chrysalides femelles et mâles de quelques espèces de Lépidoptères, dont les insectes parfaits femelles étaient aptères (voir pag. 5) et a montré que les ailes des chrysalides représentent des stades ancestraux des ailes de l'adulte et que celles des chrysalides conservent souvent des caractères anciens. Dans l'étude de POULTON il s'agit de l'étendue et de la forme; peut-on trouver aussi des dessins dans les ailes chrysalidaires?

C'est surtout *Papilio podalirius*, qui a attiré l'attention sous ce rapport, parce que ce papillon ne présente pas seulement une ornementation en relief, mais aussi en couleurs, comme la comtesse VON LINDEN nous en a fait part. Elle et VAN BEMMELEN l'ont estimé comme un vieux cachet phylogénétique et la première l'a citée pour démontrer la nature primitive des bandes transversales, tentative qui n'a pas réussi, à mon sens, car ce ne sont pas des bandes continues, ce ne sont que des traits qui s'étendent seulement entre deux nervures longitudinales voisines.

En outre VAN BEMMELEN a démontré qu'en général le dessin de la chrysalide était plus primitif que celui des insectes parfaits. Or, les chrysalides de *Gonepteryx rhamni*, étudiées par lui, présentent aussi quelques traits internervuraux comme dessin. Nous avons exposé dans l'historique que le dessin interpupal a été, à plusieurs reprises, un point d'investigation et que c'est surtout VAN BEMMELEN et la comtesse VON LINDEN qui ont fait progresser la question. La dernière donne dans son étude française: „Le dessin des ailes", un grand nombre de reproductions d'ailes extraites de leur étui chrysalidaire. Quand on compare ces figures avec le dessin de l'adulte, on aperçoit sur les ailes postérieures de *Limenitis sybilla* des traits transversaux internervuraux, qu'on ne peut retrouver que difficilement sur l'aile imaginale. Si l'on examine l'ornementation du dessous de l'aile postérieure de

Vanessa io dans l'état interpupal, on remarque un grand nombre de traits ordinaires à la place où plus tard les traits effilochés se produiront. — Dans la figure 35 elle reproduit la marge antérieure de l'aile de devant, qui a dans ce stade un nombre d'environ 17 traits; quelque temps plus tard le nombre s'élève à 30.

Cela indique bien que les traits effilochés tirent leur origine des traits ordinaires.

Argument V. Nous rencontrons le même motif dans les Trichoptères.

Comme on le sait, l'ordre des Trichoptères est apparenté à celui des Lépidoptères. C'est un groupe spécialisé quant à la forme larvaire et aux pièces buccales. Or ces Trichoptères ont dans leur dessin les mêmes motifs que les Lépidoptères.

1°. *L'ornementation de la marge antérieure.* Dans les deux ordres on rencontre les traits, parallèles entre eux, le long du bord antérieur; on n'a qu'à jeter un coup d'œil sur *Neuronia reticulata* (Pl. IX, fig. 6), *Neuronia imperialis* (Pl. IX, fig. 4), *Neuronia imperialis, var. regina* (Pl. IX, fig. 5) et *Phryganea varia* (Pl. IX, fig. 1). Si nous examinons la figure de *Neuronia imperialis*, nous nous apercevons que les traits colorés de la marge antérieure ne dépassent pas la sous-costale; les figures de la cellule voisine ont une autre disposition, qui ne se rapporte en rien à celle de la cellule costale. Chez *Neuronia imperialis*, var. *regina* au contraire, les traits de la première cellule sont situés dans le prolongement de leurs analogues des cellules voisines; ces deux cas, nous l'avons vu fréquemment, se présentent aussi dans les Lépidoptères.

2° *Les motifs du reste de la surface ailaire.*

Je retrouve ici beaucoup de motifs des Lépidoptères, et ces motifs se transforment de la même manière; ils peuvent vicarier, la même relation existe entre le réseau coloré et les traits internervuraux; tandis que *Neuronia imperialis* var. *regina* a un réseau magnifique, qui couvre toute la surface, sauf la partie antérieure, et que ce réseau occupe la partie distale chez *Neuronia imperialis*,

c'est l'espèce *reticulata*, par exemple, qui n'a que des traits internervuraux. — Pour être convaincu de la grande ressemblance entre les deux ordres, on n'a besoin que de comparer ce dernier Trichoptère à *Eriocrania sparmanella*.

Un autre motif, que je rencontre dans *Phryganea grandis*, c'est celui des colorations longitudinales internervurales, qui comme les stries analogues d'*Endoxyla ligneus*, ont pris naissance d'un noircissement du motif réticulé.

Les bandes transversales partielles ne manquent pas non plus ici.

Néanmoins cet ordre n'est pas arrivé à un ensemble aussi compliqué et c'est pourquoi, sans doute, il est moins difficile de résoudre pour ce groupe la question du dessin primitif. La réponse ne peut être autre que pour les Lépidoptères.

C'est aussi chez ces insectes que les traits transversaux internervuraux forment le dessin originel.

La Comtesse Von Linden estime le dessin moins simple que celui des Lépidoptères, opinion que je ne puis partager ; peut-être explicable par le fait qu'elle n'y retrouve pas si facilement ses bandes transversales.

Argument VI. Le motif des traits se retrouve quelquefois dans les formes aberrantes.

Dans l'introduction nous avons parlé de l'étude de Bryk sur un individu aberrant de *Gonepteryx rhamni*, espèce qui dans les cas ordinaires n'a presque point de dessin. Cet exemplaire présente ... les traits transversaux, un peu élargis au milieu et rétrécis au bout, traits qui s'étaient donc transformés un peu dans la direction des taches internervurales. Ces rangées de taches se règlent soigneusement à la nervation, ils se rencontrent près du bord antérieur, où ce motif se produit si fréquemment dans une multitude de formes.

Je ne voudrais pas prétendre que toute aberration soit le rappel d'un stade ancestral. Quand dans une personne le phénomène de la brachydactylie ou de la syndactylie se présente, cela ne rappelle certainement pas une époque où la race humaine aurait eu

les doigts courts et soudés l'un à l'autre. D'un autre côté on connaît beaucoup d'anomalies qui le font en effet. Dans les ouvrages traitant la théorie de la descendance on peut en trouver assez d'exemples.

Et comme chez le *Gonepteryx* de Bryk une anomalie se présente, qui ressemble beaucoup à ce que nous estimons primitif, j'ai pensé avoir le droit de faire valoir cet argument.

Argument VII. Le motif susdit se manifeste plus fortement dans les papillons qui ont été exposés à une température anormale.

Nous avons mentionné plus haut, que Weismann pouvait transformer la forme *prorsa* par l'application d'une température basse en forme *levana*, la génération d'hiver, qu'on peut considérer comme plus ancienne que celle d'été. Par comparaison d'un certain nombre d'exemplaires de ces deux formes, il me semble que dans la forme la plus ancienne, les traits sont marqués plus distinctement, aussi bien au dessus qu'au dessous.

Je crois observer aussi dans les belles figures de *Vanessa atalanta* qui illustrent la communication de Merrifield (51) sur l'influence de la température sur l'ornementation, un dessin plus riche en traits transversaux qu'on ne le rencontre dans les formes normales.

Argument VIII. Le motif des traits est en relation étroite avec la nervation.

Comme divers auteurs ont démontré que le pigment est conduit par les nervures, il me semble que le dessin primitif, au premier abord, doit être réglé par le cours des nervures et qu'un motif qui ne s'inquiète pas de la nervation ne peut être que dérivé.

Je ne veux pas prétendre que chaque argument ait par lui-même une force parfaite de démonstration, mais, somme toute, il existe, à notre avis, assez de raisons pour énoncer cette thèse :

Le système des traits transversaux internervuraux doit être considéré comme le dessin primitif des Lépidoptères.

Nous communiquerons plus tard, en traitant d'autres ordres apparentés, plusieurs faits pour souligner cette conclusion.

La modification du dessin primitif.

Si le motif des traits a été le dessin primitif, comment ce motif s'est-il transformé, quelles ont été les diverses directions de l'évolution du dessin de son état primaire à une si grande richesse d'ornements, qui nous remplit toujours de nouveau d'étonnement? Nous avons déjà donné, sous certains rapports, une réponse à cette question, lorsque nous avons démontré comment on peut facilement dériver les divers motifs de l'originel. Les formes de passage que nous retrouvons à plusieurs reprises, sont ici les balises.

Nous avons rencontré des transitions:

1° entre les traits transversaux et les rangées longitudinales de taches (*Zeuzera pyrina*);

2° entre les traits droits et les traits arqués (*Hépialides*);

3° entre les traits et le motif réticulé (*Xyleutes*);

4° entre les traits et les bandes transversales (*Cossus cossus*);

5° entre les traits ordinaires et les traits effilochés (*Vanessa* dans la marge antérieure);

6° entre les traits et les stries longitudinales internervurales (*Dicranura vinula*);

7° entre les traits et les taches plus grandes (*Xyleutes strix*).

Toutes ces formes de passage nous indiquent autant de directions qui doivent avoir été suivies.

Chaque motif dérivé peut se différencier de nouveau.

Le *réseau coloré* peut se transformer:

1° en taches (*Xyleutes strix*);

2° en bandes transversales (*Xyleutes d'urvillei*);

3° en bandes ou poutrelles longitudinales (*Cossus palmaris*);

4° en stries longitudinales (*Endoxyla ligneus*).

Les *bandes transversales* peuvent s'évoluer en taches en forme d'oeil (*Smerinthus ocellata*).

Les *traits arqués* peuvent former:

1⁰ un dessin de sabliers (*Dalaca assa*);

2⁰ certaines taches (taches translucides de Saturnides et taches en forme d'anneau de *Parnassius*);

3⁰ lignes ondulées (Bombycides).

Puis nous avons pu constater beaucoup de transitions vers un dessin unicolore.

1⁰ *par l'affaiblissement et la disparition du dessin;*

a. les éléments du dessin deviennent plus étroits et disparaissent (*Xyleutes strix*; c'est ici le dessin réticulé qui disparaît);

b. par l'affaiblissement des couleurs; (on peut l'observer très souvent dans les ailes postérieures;

c. par la diminution du nombre et de la largeur des écailles (*Zeuzera pyrina*).

2⁰ *le dessin devient diffus;*
les écailles colorées se détachent, pour ainsi dire, du dessin distinct et se dispersent parmi les écailles du fond (*Xyleutes* Pl. VII, fig. 7).

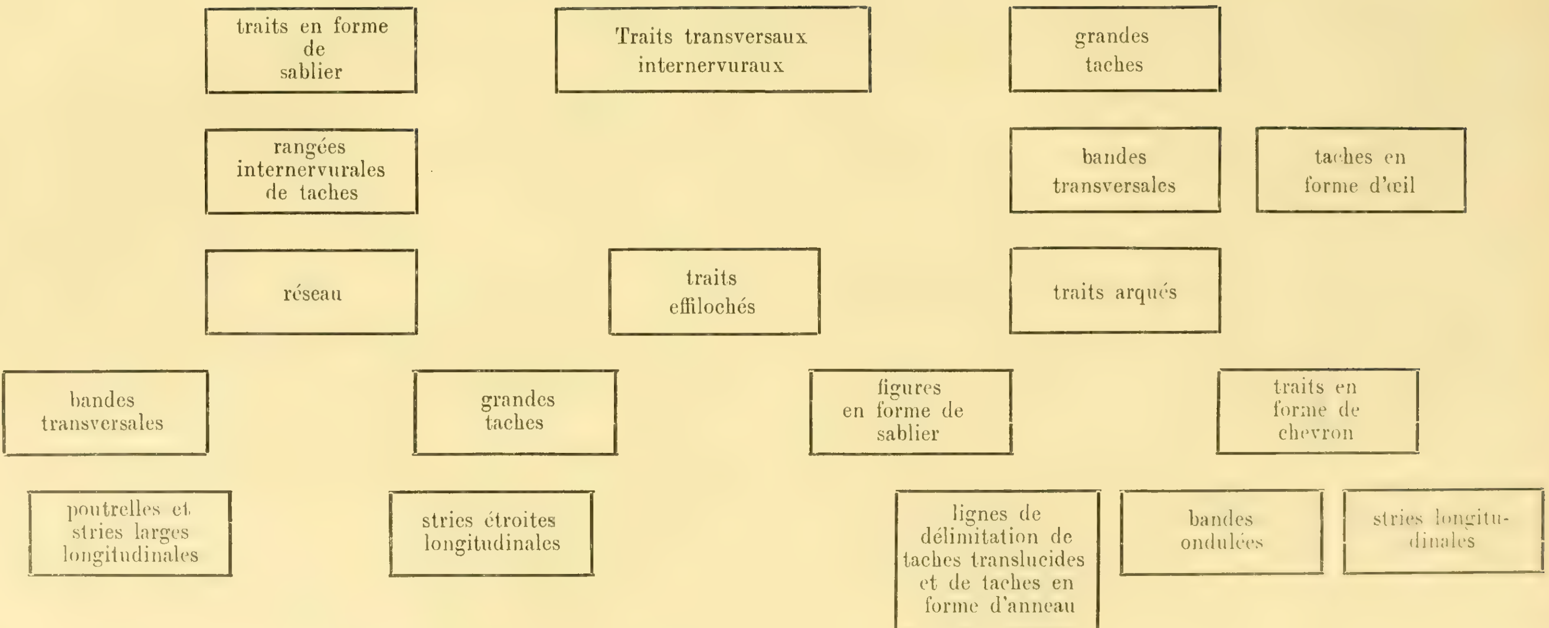
3⁰ *par l'extension du dessin;*
les éléments du dessin s'élargissent et s'unissent.

4⁰ *les espaces renfermés par les éléments du dessin prennent graduellement la couleur du dessin.*

5⁰ *la couleur du fond et celle du dessin se rapprochent*; dans ce cas la surface de l'aile à l'air unicolore; mais, à un examen exact, elle présente un dessin bien distinct (*Cossus* sp. Pl. VI, fig. 9 et sur les ailes postérieures du mâle de *Charagia mirabilis*). Quelque chose d'analogue nous est offert par le dessous des ailes de derrière de quelques Vanessides, quoiqu'une différence en luisant puisse se manifester entre le fond et le dessin.

Comme résumé nous faisons suivre un schéma pour les directions d'évolution.

J'ajouterai que ce schéma n'est pas complet et qu'il ne prétend


traits en forme de sablier
Traits transversaux internervuraux
grandes taches
rangées internervurales de taches
bandes transversales
taches en forme d'œil
réseau
traits effilochés
traits arqués
bandes transversales
grandes taches
figures en forme de sablier
traits en forme de chevron
poutrelles et stries larges longitudinales
stries étroites longitudinales
lignes de délimitation de taches translucides et de taches en forme d'anneau
bandes ondulées
stries longitudinales

pas l'être d'ailleurs, parce que je n'ai examiné qu'un certain nombre de formes. Les motifs des colorations des nervures ne sont pas représentés; je les traiterai plus tard.

CHAPITRE V.

L'origine du dessin primitif.

La question de l'origine du dessin doit être étudiée parallèlement à celle de l'origine des Lépidoptères eux-mêmes. Nous avons donc besoin d'abord de rechercher les faits qui sont connus quant à la descendance de cet ordre, afin de pouvoir résoudre la question posée.

Dans les systèmes des différents auteurs nous trouvons l'ordre des Trichoptères toujours à côté de l'ordre des Lépidoptères. Le premier est moins différencié que le dernier par le fait qu'il y a des poils au lieu d'écailles, encore qu'une partie des poils aient quelque peu l'air d'écailles.

Comme les Trichoptères, sous quelques rapports, sont plus primitifs que les représentants de l'ordre apparenté, un certain nombre d'investigateurs dérivait ces derniers des premiers; ils croient donc que les Lépidoptères ont tiré leur origine d'une forme qui devait déjà être considérée comme Trichoptère, d'autres, au contraire, admettent l'ancêtre commun à une époque plus lointaine et considèrent les deux ordres comme des branches indépendantes d'un groupe primitif, d'où ils auraient évolué, séparément, dans des directions différentes, mais partiellement parallèles.

Si la connaissance du dessin suffisait pour tirer une conclusion à ce sujet, on pourrait être d'accord avec la première conception; il y a, en effet, des Trichoptères, ornés d'un dessin qui doit être pris comme le plus primitif dans les Lépidoptères. Nous n'avons qu'à nous rappeler une forme comme *Neuronia reticulata.*

Mais, nous l'avons vu, il y a beaucoup d'autres faits dont il faut tenir compte.

Un des systèmes d'organes qui joue un rôle important dans les Insectes, c'est *le système des nervures des ailes*, parce qu'une ressemblance dans la nervation apporte avec elle une ressemblance dans d'autres directions. En général la nervation des Lépidoptères est assez simple; le nombre des nervures longitudinales est petit; celui des nervures transversales est moindre encore.

Nous en retrouvons quelques-unes au bout distal de la cellule discoïdale.

Les dimensions des Lépidoptères n'excercent pas d'influence sur la disposition des nervures, quelques petites formes exceptées, où une réduction a eu lieu et qui fournissent en conséquence beaucoup de difficultés aux Lépidoptérologistes (WOODWORTH 80).

SPULER (71) publia une étude comparée des nervures chez les Microlépidoptères, traitant aussi de quelques autres familles de Lépidoptères et de Trichoptères et il donna un schéma de nervation, qui représenterait un stade phylétique des ailes des Lépidoptères, mais qui pourrait servir de même avec de petites transformations, pour les ordres apparentés, comme les Névroptères, les Panorpides et les Trichoptères et qui vaudrait, selon lui, de même pour les ailes de devant que pour les ailes de derrière. Ce schéma est comme suit:

Originairement il y avait dans les Lépidoptères cinq nervures dans la partie principale, la partie limbaire, qu'il indique, en comptant de devant en arrière, par les chiffres romains I—V et qui s'accordent avec ce que nous avons nommé: sous-costale (= I), radiale (= II), médiane (= III), cubitale (= IV) et anale ou pli anal (= V).

Dans la partie en éventail il distingue les nervures α et β.

Comme on le voit, SPULER ne compte pas la costale parmi les nervures, ainsi que COMSTOCK l'a fait.

C'est à cause de sa conception que les nervures se seraient constituées aux endroits où l'on rencontrait originellement une trachée, qui manquerait le long du bord antérieur.

La sous-costale émet, près de la racine, une courte branche au bord antérieur. La radiale se bifurque, la branche antérieure (= R_1)

se rend au bord antérieur; d'autres ramifications se produisent de sorte que la radiale acquiert 5 branches. (= R_1, R_2, R_3, R_4, R_5). Puis suit la médiane, qui se bifurque aussi; la branche antérieure se ramifie encore une fois; il en résulte: M_1, M_2, M_3. La cubitale ne se ramifie qu'une seule fois en Cu_1 et Cu_2. La fusion des branches d'une nervure et de diverses nervures cause des complications secondaires.

Dans l'aile de derrière, la radiale a deux branches, excepté dans les Hépialides et les Micropterygides. SPULER retrouve ce schéma dans les ailes chrysalidaires, encore que les insectes parfaits se soient beaucoup transformés en ce qui concerne la nervation. — C'est le cas dans *Dicranura vinula* et dans les ailes postérieures de *Vanessa io*. Dans cette dernière espèce la sous-costale et la première branche de la radiale paraissent se fondre.

Pieris brassicae semble s'écarter de ce schéma, mais les ailes de la chrysalide présentent déjà quelque rapprochement, qui devient encore plus grand dans les ailes de la chenille, encore cachées sous la peau; mais le schéma complet, en ce cas la séparation de la radiale et les trois branches de la médiane, se retrouvait dans une chrysalide anormale de cette espèce.

Il rencontre le même schéma dans les Trichoptères, notamment chez *Philopotamus scopulorum* et chez *Stenophylax concentricus*, avec cette différence que dans le premier la médiane possède quatre branches, tandis que le dernier comme beaucoup d'autres se comporte, au contraire, comme les Lépidoptères.

Une partie antérieure de la cellule discoïdale est séparée par une nervure et forme la cellule accessoire.

Dans les Trichoptères le nombre des nervures transversales est un peu plus grand que dans les Lépidoptères; la plupart de ces nervures se présentent aussi çà et là dans le dernier groupe; cependant la jonction entre IV_2 et V, commune dans les Trichoptères, fait défaut dans les Lépidoptères.

Les ailes postérieures des Trichoptères sont construites d'une façon analogue aux ailes antérieures; il en est de même chez les Microptérygides et les Hépialides; dans les Lépidoptères supé-

rieurs les nervures de l'aile postérieure subissent une réduction en nombre des branches.

Se basant sur toutes ces données, on peut donc établir une ressemblance curieuse entre la disposition des nervures dans les deux ordres; ils ont même une petite branche de la sous-costale de commun.

Le joug, l'appendice de la membrane ailaire, qu'on peut observer dans les Hépialides et la Microptérygides, se retrouve aussi dans les Trichoptères.

Un autre système d'organes que nous devons comparer, c'est celui des *pièces buccales*. Celles-ci s'écartent dans les Trichoptères assez de la construction générale de ces appendices chez les autres insectes; c'est ainsi que manquent les mandibules; les mâchoires sont très réduites: leurs lames internes sont soudées à la lèvre inférieure, partie buccale qui a aussi une forme modifiée. Dans les Lépidoptères les appendices buccaux sont encore plus transformés. les mandibules sont réduites à de très petites pièces chitineuses, les mâchoires sont transformées et allongées en spiritrompe, la lèvre inférieure est peu développée, sauf les palpes. Quelques Microptérygides, notamment le genre *Micropteryx*, ont, pourtant, encore des pièces buccales du type broyeur, qui ont une construction comme nous la connaissons dans les formes non-spécialisées des Insectes.

Sous ce rapport la ressemblance de ces deux ordres n'est pas si frappante, mais les Microptérygides nous prouvent que la spécialisation de la spiritrompe a eu lieu après la formation de l'ordre des Lépidoptères.

Qu'est-ce que nous apprend la comparaison des *formes larvaires*?

Les pièces buccales des larves des Trichoptères ressemblent beaucoup à celles des chenilles; la chenille possède en outre de chaque côté de la tête six stemmates, chacune avec une lentille, les larves des Trichoptères n'ont qu'une ocelle mais qui se compose de six stemmates (Pankrath, 57).

Ces dernières ont des glandes séricigènes ainsi que les che-

nilles, mais pas de fausses-pattes, mènent une vie aquatique et respirent l'air dissous par des branchies trachéennes.

Encore qu'il y ait des points de ressemblance pour établir une étroite affinité, il existe aussi des différences. Aussi HANDLIRSCH ne veut-il pas admettre que les Lépidoptères soient dérivés des Trichoptères. Il cherche les ancêtres dans un ordre, apparenté avec les deux autres et encore plus primitif sous beaucoup de rapports.

Ce sont *les Panorpides*.

La disposition des nervures est en plein accord, par exemple pour les espèces de *Bittacus*, avec le schéma de SPULER.

Une différence avec celle des Lépidoptères et des Trichoptères c'est qu'on rencontre dans les Panorpides plus de nervures transversales; un joug est présent, comme dans les familles primitives des Lépidoptères, les ailes sont homonomes; les pièces buccales sont moins spécialisées, encore que quelques parties se soient accolées. La forme larvaire nous fournit un des points les plus frappants de ressemblance avec les Lépidoptères. Les larves mènent une vie terrestre, elles ont trois paires de pattes thoracales et huit paires abdominales, qui sont de fausses-pattes comme dans les chenilles.

D'après HANDLIRSCH (28) ces deux espèces de chenilles ne diffèrent que dans la fusion des deux segments préanaux.

Il y a donc beaucoup de raisons pour chercher les ancêtres de nos Lépidoptères dans le groupe des Panorpides.

Sans doute les Panorpides vivantes elles-mêmes, se sont aussi transformées sous quelques rapports.

Examinons donc les représentants de cet ordre et demandons-nous si cette dérivation s'accorde avec les faits paléontologiques.

Les Lépidoptères les plus anciens ont été trouvés dans les terrains du dogger et décrits par BUTLER sous le nom de *Palaeontina oolitica*, tandis que OPPENHEIM à peu près à la même époque trouva deux formes dans des couches semblables de la Sibérie. Quelques-uns comme SCUDDER, BRAUER et HAASE ne voulaient pas admettre leur nature de Lépidoptères.

HANDLIRSCH (28) dit: „Mit Leidenschaft vertraten sie die Ansicht, es könne sich nur um Cicaden handeln, ähnlich jenen Formen, die sich im lithographischen Schiefer Bayerns finden und als Cicaden oder Fulgoriden gedeutet werden".

On a cru impossible, que les Insectes suçant le nectar, comme les Lépidoptères d'aujourd'hui, aient pu exister avant le début des plantes à fleurs.

Cet argument tombe cependant, parce qu'on a rencontré dans *Micropteryx* un Lépidoptère, qui n'a pas non plus de pièces buccales du type suceur.

La preuve qu'un combat sur un sujet scientifique n'est pas toujours livré avec des armes loyales, nous a été donnée par l'information intéressante de HANDLIRSCH: SCUDDER avait intentionnellement donné une figure fausse, pour procurer la victoire à son opinion. — HANDLIRSCH a eu aussi l'occasion de constater les vestiges distincts d'une manipulation sur l'original à Londres, ayant pour but de rendre l'objet plus adopté à son point de vue.

Pour HANDLIRSCH la nature lépidoptérique se manifeste en vertu des faits suivants:

1° dans quelques fossiles les écailles des ailes peuvent être observées distinctement.

2° Ils rappellent par la tête petite, la forme des ailes et la nervation, les Limacodides océaniques, qui ne sont pas des suceurs de fleurs et dont les pièces buccales se sont arrêtées à un stade primitif.

3° La ressemblance des fossiles avec les Cicades est très superficielle et la disposition des nervures ne justifie en aucune manière la dérivation des Homoptères.

4° La disposition des nervures de fossiles a beaucoup de ressemblance avec la disposition des trachées dans les chrysalides des Lépidoptères vivants.

Ces fossiles-ci, les Palaeontinides, étaient déjà quelque peu différenciés, les ailes hétéronomes en sont témoins. Les Limacodides ont pris probablement naissance de ce groupe, mais non la plupart des représentants des Lépidoptères. La forme originelle

de l'ordre entière aura vécu, plus vraisemblablement dans le Lias, se distinguant encore peu des Panorpides et des Trichoptères de cette époque, notamment des Orthophlébides et Nécrotauliides.

Maintenant que nous avons résumé, d'une manière peu détaillée, ce qui est connu de la phylogenèse des Lépidoptères nous nous demandons de nouveau: qu'est-ce que cette connaissance nous apprend de la phylogenèse du dessin; aurait-on pu en observer déjà quelque chose dans les formes originelles, qu'on peut considérer comme le premier pas à la différenciation si riche de l'ornementation des Lépidoptères? A notre avis, nous pouvons donner une réponse avec suffisamment de certitude, à la question: les Lépidoptères étaient-ils dessinés à leur début? Beaucoup de faits nous ont donné la conviction que le dessin primitif est celui des traits transversaux internervuraux, dessin que nous avons retrouvé dans les Trichoptères. Si les Lépidoptères au début de leur évolution avaient les membranes des ailes encore incolores et si l'ornementation avait pris naissance après ce début, il ne serait pas facile d'expliquer la ressemblance avec le dessin des Trichoptères et les transformations en directions semblables. On pourrait l'attribuer à une convergence, mais cette manière de voir n'est pas vraisemblable.

En admettant que les formes originelles étaient déjà dessinées, on n'évite pas seulement toutes les difficultés, mais beaucoup de détails deviennent compréhensibles.

Comme on dérive les Lépidoptères ainsi que les Trichoptères, nous l'avons vu, des Panorpides fossiles, il serait utile de rechercher dans les représentants vivants qui ont conservé beaucoup de caractères primitifs, les vestiges d'un dessin qui s'accorde avec l'ornementation primitive des Lépidoptères.

Les Panorpides, en vérité, ont des ailes décorées; on rencontre dans le genre *Panorpa* des bandes et des taches (voir 79), comme nous les trouvons dans les Lépidoptères: — Dans le genre *Bittacus* nous pouvons apercevoir une coloration très remarquable. C'est dans quelques représentants de ce genre, que j'ai observé

dans la collection de Leyde, que je vois les nervures transversales bordées d'obscur (fig. 12).

Il en est de même de beaucoup d'autres espèces de ce genre.

Nous lisons dans la monographie de WESTWOOD sur *Panorpa* et quelques genres apparentés (79) cette description de *Bittacus pilicornis* Westw.: „venis transversis versus apicem alarum fusco nonnihil nebulosis" et KLUG remarque à propos d'un *Bittacus chilensis*: „die Quernerven von einem schwärzlichen Nebel umflossen," tandis qu'il décrit le *Bittacus nebulosus* entre autres par les mots: „die Quernerven von einem dunkleren Schatten leicht umflossen."

Ce qui est encore plus curieux dans les espèces de ce genre, c'est la réduction des nervures transversales, de sorte qu'on croit

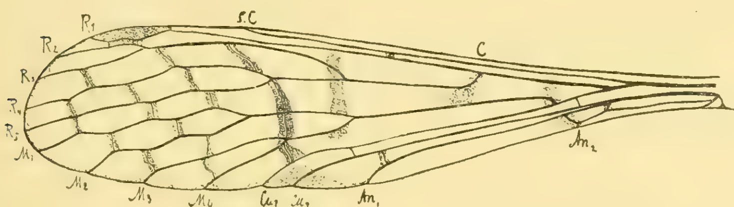


Fig. 12. Aile de *Bittacus corethrarius* Ramb.

observer, au premier abord, un trait transversal coloré dépourvu de la nervure qui y appartient.

Ces faits ne donneraient-ils pas une indication de la direction d'évolution, qui a conduit au dessin des Lépidoptères?

Cependant, il y a une difficulté. C'est sur la membrane ailaire que se trouvent les traits dans les Panorpides, tandis qu'ils sont portés dans les Lépidoptères par les écailles. Ce sont les Trichoptères, qui peuvent nous tirer d'embarras par leurs formes poilues et ornées, comme *Phryganea varia*. Les pigments, nous les trouvons dans la lame membraneuse, mais aussi dans les poils, dont elle est couverte et de telle manière que les poils des parties obscures sont pigmentés foncés; les poils des parties incolores, au contraire, n'ont pas acquis de pigment. Nous devons

admettre que les écailles ne sont que des poils transformés; et il faut donc dériver les Lépidoptères d'ancêtres revêtus de poils. Nous pouvons nous figurer par quelle route le dessin coloré a évolué:

1⁰ les nervures transversales avaient une bordure foncée.

2⁰ les nervures transversales disparurent, les bordures continuèrent leur existence; les poils qui revêtaient la membrane ailaire, étaient obscurs dans les endroits foncés et clairs dans les parties incolores.

3⁰ les poils se changèrent en écailles; par leur largeur augmentée, la lame ailaire devint invisible et perdit sa coloration, mais le vêtement des écailles la conservait en forme de traits transversaux internervuraux.

Il est donc tout à fait compréhensible que ce motif doit être considéré comme le dessin primitif. Dès qu'il n'était plus lié aux nervures par le manque de celles-ci, il s'est comporté plus librement, il put se ramifier, s'effilocher et former d'autres dessins secondaires.

Ce qui confirme cette hypothèse, c'est que les Diptères qui sont dérivés également des mêmes formes que les Lépidoptères et les Trichoptères, possèdent justement, à un haut degré, dans leurs familles les plus primitives, notamment les Tipulides, le motif de la bordure des nervures transversales. Quant à ces Tipulides, je rencontre dans une étude de NEEDHAM [1]) un passage que je trouve trop intéressant pour ne pas le citer ici:

„I have drawn and present in figure 12 a typical Tipulid wing in which the principal veins with their full complement of branches are represented in solid black, and the typical cross veins are represented in double contours. This wing is based on a tracing of the wing of *Macrochile* and differs very little therefrom. Then, in order to see what sort of wing it would be if all the supernumeraries occurring any where in any crane fly

1) NEEDHAM, J. G. *Report of the Entomologic Field Station conducted at Old Forge, N. Y. in the Summer of 1905*. Albany, 1908.

should appear together, I located these supernumeraries, all in their proper places, one by one, and I represent them in dotted lines in this figure. How like a Panorpid wing is the result! If one compares it with the wing of *Bittacus*, for example, he will see that the differences are very slight, and are confined chiefly to the anal area. There is the same type of branching of all the principal veins, the same upward hitch of vein Cu_1 against media, and many of the cross veins occupy identical positions. Especially striking are the two cross veins in the first fork of media, one delimiting, the other transversing cell 1st M_2. The suggestion has been made before by others, and I think it very possible, that some Panorpidlike neuropteroid mutant got its center of gravity hitched forward, its hind wings reduced, and started the dipterous line of evolution."

Si notre point de vue est juste, le dessin caractéristique de la marge antérieure doit être le rappel d'une nervation abandonnée. Une telle série de nervures transversales, perpendiculaires ou à peu près perpendiculaires à la costale n'est pas du tout quelque chose de rare; les exemples sont très courants dans les Névroptères et dans d'autres ordres vivants, également comme dans le monde des insectes éteints; si l'on feuillette l'Atlas de HANDLIRSCH, les exemples les plus typiques nous frappent toujours de nouveau.

Mais on ne les rencontre qu'en nombre restreint dans *Bittacus* et dans *Panorpa*, au lieu de la quantité considérable que le grand nombre des traits de la marge antérieure des Lépidoptères ferait supposer. Cependant, il y a un genre des Panorpides, qui s'écarte, sous ce rapport, de *Bittacus* et de *Panorpa*; c'est le genre *Mérope*, dont on peut trouver une figure dans l'Atlas susdit (Planche V, fig. 18) et dans l'étude de WESTWOOD (79, fig. 2).

Dans la description et la discussion des motifs nous en avons traité quelques-uns un peu défavorablement; ce sont les colorations des nervures; les stries rigides que nous rencontrons sur les nervures longitudinales et sur les nervures transversales qui n'ont pas encore disparu. Je ne pouvais les mettre en rapport

avec les autres motifs. Nulle part je n'ai aperçu de formes de passage qui pourraient m'indiquer la relation entre ceux-ci et les autres. Une seule indication, peut-être, nous est fournie par *Arbela*, qui présente des bandes, produites par le noircissement d'un ensemble de traits transversaux. Ces traits n'atteignent pas ceux de la cellule voisine, de sorte que les nervures longitudinales montrent la couleur du fond. On observe donc dans ce genre des taches noires, entrecoupées par des lignes blanchâtres nervales. Si c'était toute la cellule qui avait subi le noircissement, on aurait les nervures longitudinales dessinées en clair sur un fond obscur.

Nous rencontrons un autre exemple dans *Xyleutes* sp. (Pl. VII, fig. 5) où les nervures sont en brun fauve et les cellules blanchâtres avec un dessin foncé, mais de telle manière qu'il y a des écailles brunes, mélangées avec les écailles blanchâtres du fond. Si nous nous arrêtons un instant à l'idée que les écailles blanches se sont développées secondairement, qu'ils n'ont pris naissance que dans les cellules, mais pas sur les nervures, nous aurions un cas ressemblant à celui d'*Arbela*; cependant, l'aile aurait subi dans *Xyleutes* un blanchissement, tandis que dans *Arbela* les cellules auraient noirci.

Quand on examine les ordres possédant des ailes incolores, on rencontre fréquemment des formes, dont les nervures sont colorées foncées et il en est de même de quelques Lépidoptères qui ont perdu leurs écailles dans certaines parties de l'aile, où donc les membranes translucides deviennent visibles, entrecoupées par des nervures obscures; les Sésiides et quelques espèces de *Macroglossa* nous en fournissent des exemples. Quand les nervures longitudinales peuvent être plus riches en pigment que le reste de la membrane, je ne trouve pas étonnant que les écailles sur les nervures puissent être dans quelques cas plus foncées que les autres.

Ce serait donc un motif, indépendant des traits transversaux. Un examen attentif des familles dessinées ainsi, serait nécessaire pour décider laquelle des deux manières de voir serait la plus juste pour les différentes Papilionides et Nymphalides. Que la médiane

et ses branches dans le champ discoïdal puissent être colorées également, cela n'offre rien de curieux, quand ces parties de nervures sont encore présentes; ce qui est plus remarquable, c'est qu'on peut rencontrer les mêmes colorations dans des formes où ce champ est privé de nervures, comme dans *Hestia* et beaucoup de Papilionides. Je ne veux pas tacher de trancher non plus la question de savoir si cette coloration doit être attribuée à la présence de nervures, maintenant oblitérées, dans le temps où la coloration prit naissance, ou si elle doit être considerée comme suite de la manifestation de ces nervures pendant le développement ontogénétique.

On trouve encore plus fréquemment une semblable coloration sur les nervures transversales.

Enderlein a démontré que toutes les nervures transversales de ce groupe, génétiquement parlant, ont la signification de nervures longitudinales.

Ne serait-il pas permis alors de voir dans ces nervures les homologues de celles des Panorpides?

Cela expliquerait que la coloration de ces nervures est très souvent indépendante des traits internervuraux.

Nous pouvons constater, en tout cas, que ces nervures sont favorisées, en ce qui concerne la pigmentation, aux nervures longitudinales. La présence de ces marques, souvent très capricieuses, ressortant fortement sur le fond, a tellement attiré l'attention des Lépidoptérologistes, qu'ils en ont souvent mentionné la forme dans le nom, qu'ils attribuaient aux porteurs de cette ornementation. On n'a qu'à se rappeler *Grapta C-album* avec sa marque blanc-luisant en forme de C, ou *Vanessa L-album*, avec la petite ligne brisée argentée sur les nervures transversales. Des figures analogues se rencontrent dans une foule de Noctuides et de Bombycides.

Il est douteux qu'il faille attribuer les figures nervurales plus compliquées, ainsi que les taches translucides ou en forme d'œil, seulement à une coloration des nervures, car souvent nous voyons des traits y contribuer leur part.

Une autre question est de savoir si le dessin primitif, comme nous nous le représentons, a été restreint dans les Lépidoptères originels aux ailes antérieures ou s'il s'est étendu également aux postérieures?

Etait-ce seulement le dessus qui était orné ou bien le dessous qui l'était aussi?

Van Bemmelen admet que le dessin ornait les deux surfaces des deux ailes et je suis d'accord avec lui.

Il ne faut pas oublier que les ailes des Lépidoptères primitifs doivent avoir été à peu près homonomes et plus indépendantes que dans les formes plus hautes, et il ne faut pas non plus oublier que les ailes homonomes des ordres inférieurs ont les mêmes dessins; ce qui est, sans doute, une indication pour la ressemblance des deux surfaces supérieures des formes primitives.

Comme dans beaucoup de Cossides chaque trait, chaque ornement, si capricieux soit-il, correspond exactement à une figure analogue de l'autre côté, nous sommes contraints d'admettre la même chose pour le dessus et le dessous.

Si donc le dessus et le dessous, l'aile de devant et de derrière diffèrent, soit en teinte, soit en motif, un changement secondaire doit s'être produit.

Jusqu'à un certain degré nous pouvons quelquefois découvrir les causes de ces changements.

Nous avons observé dans beaucoup de Cossides, que le dessus des ailes postérieures est teinté plus vaguement que le dessous; le dessin peut avoir disparu sauf quelques rudiments.

En ce qui concerne le dessous de l'aile de devant, c'est ici la marge antérieure, qui conserve sa netteté de dessin et de couleur, souvent ressortant fortement sur le reste monotone.

La partie distale est également mieux développée sous ce rapport que la partie proximale, qui est couverte fréquemment d'écailles en forme de poils.

Dans mes collections il y a un exemplaire de *Xyleutes strix* et un d'*Endoxyla lituratis*, dont les ailes n'avaient pas éte étalées, et qui avaient conservé la position, dans laquelle elles devaient être

quand l'animal s'était placé pour se reposer. Ce qui me frappa dans ces exemplaires, c'est que les parties les plus ternes des ailes sont cachées et que les parties qui restent visibles ont un dessin distinct.

En observant l'intensité de la coloration du dessous de l'aile de devant, on peut en déduire les dimensions de l'aile postérieure.

Tout le dessus de l'aile de derrière est invisible et aussi celui-ci montre-t-il un affaiblissement du dessin.

Cela donne l'explication de la coloration remarquable de la marge antérieure, car le bord de l'aile postérieure n'atteint pas le bord antérieur de l'aile de devant.

Nous avons déjà mentionné qu'il se forme une niche dans le voisinage de la sous-costale et de la radiale de l'aile de devant et également que le bord de l'aile postérieure ne dépasse pas cette niche en glissant sous l'aile antérieure.

C'est à cause de cette disposition que la cellule entre C et S C reste découverte, ce qui a eu pour conséquence la conservation de dessin dans ce lieu.

C'est toute autre chose que le développement postéro-antérieure d'Eimer, l'ondulation des qualités d'arrière en avant, de sorte qu'elles se maintiendraient le plus longtemps dans la marge antérieure.

De plus, nous devons reconnaître la vérité de ce que Oudemans a dit (56): qu'il ne suffit pas d'étudier les dessins des animaux montés, qu'il faut aussi les observer pendant leur vie; la position de repos donnera souvent la clef dans bien des problèmes de coloration.

L'explication de la formation d'une niche, dont nous avons parlé, se trouve dans la disposition des appendices de la chrysalide.

Au début de la nymphose, toutes les parties du corps: les ailes, les antennes, les pattes sont encore libres, mais bientôt elles deviennent collées au corps par une matière gluante, pour former ainsi la chrysalide, la „pupa obtecta", que nous rencontrons dans la majorité des Lépidoptères.

Les antennes sont posées sur les ailes antérieures et quand on

voit, plus tard, les antennes et les ailes dans le même niveau, c'est parce que la partie de l'aile sous l'antenne, donc la cellule costale, a été poussée en bas. En examinant les ailes d'une jeune chrysalide de *Cossus cossus*, je n'aperçus ni la sous-costale, ni la radiale. Ces nervures se montrèrent après avoir enlevé l'antenne superposée. La marge s'est donc enfoncée; de cet enfoncement la cellule costale est le fond, tandis que la cellule sous-costale forme le talus.

Nous voyons cette disposition de l'aile fixée dans l'image de ce Lépidoptère pour former ainsi la niche susdite.

Sauf peut-être la coloration des nervures, on peut dériver tous les motifs du dessin des Lépidoptères des marges colorées qui bordaient les nervures transversales assez nombreuses des ailes de leurs ancêtres, qui auraient quelque peu l'air de Panorpides.

Les traits, le motif originel, dont tous les autres peuvent être dérivés, on peut les considérer comme un souvenir des temps où les Lépidoptères n'étaient pas encore Lépidoptères, comme un héritage des formes ancestrales.

A côté du grand déploiement d'autres caractères dans l'ordre des Lépidoptères, c'est aussi le dessin qui subit toutes sortes de changements.

Quelquefois il a été oblitéré, surtout dans ces parties qui étaient cachées ordinairement, quoique des rudiments trahissent encore l'ornementation d'autrefois.

Mais quand ce dessin ornait les parties visibles, il a pu évoluer pour être utile dans la lutte pour l'existence de l'animal, pour le protéger contre ses ennemis, produisant un ensemble qui ne ressortait pas sur l'entourage; enfin, le dessin a pu aussi se transformer en vue de buts sexuels.

Handlirsch s'est formé une idée d'un Pro-Lépidoptère.

Celui-ci devrait avoir des mandibules imaginales bien développées, des mâchoires et une lèvre inférieure normales avec des palpes respectivement à cinq et trois articulations, pas de spi-

ritrompe, pas de jabot pétiolé, les testicules séparées, un seul orifice génital femelle, six tubes de Malpighi, des ocelles, des antennes homonomes, des ailes homonomes écailleuses dans lesquelles les nervures longitudinales étaient encore developpées normalement, le thorax assez mobile, pas encore de chrysalide, mais une nymphe („pupa libera") et la larve polypode, ressemblant à celle des Panorpides.

Nous pourrions ajouter: et un dessin des ailes qui se composa de traits transversaux internervuraux, sur les deux côtés des ailes antérieures aussi bien que des postérieures.

CHAPITRE VI.

RÉSUMÉ.

Nous pouvons résumer les résultats les plus importants de cette étude, comme suit:

1. Le dessin primitif des Lépidoptères n'est pas celui des bandes transversales d'Eimer, ni des taches de *Zeuzera*, mais des traits transversaux internervuraux, dont les deux motifs indiqués peuvent être considérés comme les dérivés.

2. En ce qui concerne le dessin, les Cossides doivent être jugées comme assez primitives; nous rencontrons ici fréquemment le motif primaire des traits et quelques autres qui en sont des modifications légères.

3. Aux caractères primitifs d'*Eriocrania* on pourrait ajouter l'originalité du dessin; dans *E. sparmannella* le dessin ne se compose que de traits.

4. Dans les Trichoptères nous rencontrons les mêmes motifs et les mêmes modifications que dans les Lépidoptères. La relation entre motifs primaires et modifiés est la même dans les deux ordres.

5. Le dessin primitif des Trichoptères doit être le même que celui des Lépidoptères.

6. On peut dériver du motif primitif:

le motif réticulé, les rangées internervurales de taches de *Zeuzera*, les traits arqués des Hépialides et d'autres familles,

les figures en forme de sablier, se trouvant également et fréquemment dans les Hépialides, les marques en forme de chevron, celles en forme de ganses allongées et les stries internervurales longitudinales de *Dicranura vinula*, les traits effilochés des Vanessides, les lignes de délimitation de différentes taches translucides ou en forme d'œil, les bandes et peut-être les taches sur les nervures.

7. On peut dériver du motif réticulé:
des figures longitudinales, dentelées ou avec des contours assez droits, ainsi que dans *Cossus palmaris* et *Endoxyla ligneus*, des bandes transversales et des taches.

8. Les yeux de *Smerinthus ocellata* sont des dérivés de bandes transversales.

9. Les Lépidoptères primitifs n'étaient pas blancs, mais avaient déjà un dessin emprunté aux types inférieurs.

10. Comme il est vraisemblable que les Panorpides primitives ont été les ancêtres de nos Lépidoptères, c'est l'existence de nervures transversales portant une marge foncée, qui soutient notre opinion quant au dessin primitif d'autant plus, que les nervures transversales ont la tendance à s'oblitérer, tandis que les bordures se maintiennent.

11. La coloration des nervures est peut-être en partie un motif indépendant, en partie le résultat d'une extension ou d'une disparition de l'ornementation des cellules.

12. Les pigments ont été porté primitivement par la membrane ailaire, puis dans les écailles; la membrane les a perdus, la lumière étant interceptée par le duvet des écailles.

Comme je terminais cette étude, je reçus celle du Prof. De Meyere, publiée récemment sous le titre: „Zur Zeichnung des Insekten — im besonderen des Dipteren- und Lepidopterenflügels." (54)

Pour la vérification de mes conclusions, il n'est pas sans intérêt de les comparer avec les siennes.

Le célèbre diptérologiste commence par les ailes des Diptères. Selon lui, celles-ci sont incolores au début et leur dessin serait

acquis secondairement. Il tire cette conclusion du fait que la plupart sont incolores. Mais pour la détermination de l'état primitif, le nombre ne peut pas peser dans la balance. Tous les oiseaux vivants sont des formes édentées; mais cela ne diminue pas la certitude de leur descendance de formes pourvues de dents.

L'auteur traitant en passant les Trichoptères, énumère les motifs suivants: les bordures foncées des nervures transversales, les pigmentations aux points de bifurcation, et celles au bout des nervures longitudinales, mais non pas les traits transversaux internervuraux, qui, à notre sens, présentent le motif le plus important.

En général le point de départ serait ici un brunissement diffus avec des taches claires nuageuses irrégulières, comme par exemple celles des Tripétines. Quoique le dessin eût, selon lui, peu d'importance, il consent qu'on puisse rencontrer „recht bestimmte Patronen" et donne comme exemple la bande claire et large des ailes postérieures brun foncé de *Neuronia maclachlani*. Nous avons vu que les dessins sont plus développés sur les ailes antérieures; ce sont elles qui possèdent l'ornementation caractéristique.

En ce qui concerne les Lépidoptères, les dessins, notamment les colorations des nervures se régleraient en partie par les éléments morphologiques, qui étaient déjà présents, avant que l'ornementation parût: „es liegt also auch ein ungefärbtes Vorbild vor." L'auteur ne nous dit pas où l'on doit chercher cette forme primaire, encore moins si seulement la coloration des nervures manquait dans les Lépidoptères primitifs, ou si les figures internervurales faisaient défaut également.

Et c'est là la question dont il s'agit; car les motifs de la coloration des nervures ont peu d'importance, comparés aux ornementations internervurales.

De ce qui suit: „auch die weit verbreiteten medianen Fleckenreihen halten sich an das Geäder", on pourrait conclure que l'absence antérieure d'une coloration serait applicable également à ces motifs, parce que ceux-ci se règlent de la même manière sur les éléments morphologiques de l'aile. Faut-il chercher cette

forme primaire après le début de l'ordre des Lépidoptères où dans des groupes inférieurs?

L'auteur n'a pas discuté ce problème, mais mentionne qu'il estime les rangées longitudinales de taches dans les cellules et la coloration des nervures longitudinales comme primaires.

Je ne vois pas clairement pourquoi il faut attribuer aux trois ordres un point de départ aussi différent (je laisse de côté les Névroptères). Et si dans les Diptères, les directions différentes d'évolution auraient tiré leur origine de l'absence totale de pigmentation, comme l'auteur le discute en détail, je ne comprends pas pourquoi les Trichoptères n'auraient pas pu faire évoluer leurs dessins d'un pareil stade; l'absence presque totale de pigment se rencontre ici souvent (par exemple, dans les ailes postérieures). Résumant les opinions de l'auteur, celles-ci le conduiraient donc aux conclusions suivantes:

1° la coloration diffuse avec les taches claires serait primitive pour les Trichoptères, mais fort éloignée de l'état primitif dans les Lépidoptères et les Diptères;

2° l'absence de couleur serait primitive pour les Diptères, mais secondaire pour les Trichoptères et les Lépidoptères.

3° les rangées de taches médianes primitives pour les Lépidoptères, et secondaires pour les autres ordres.

Comment faut-il se représenter l'évolution du dessin, lorsque ces trois groupes s'écartaient du groupe commun?

Toutes ces difficultés disparaissent quand on admet comme motif originel pour les trois groupes les traits internervuraux. En ce qui concerne les Lépidoptères, je pense l'avoir suffisamment démontré et par les faits que j'ai rassemblés on peut conclure également que les Trichoptères comme seconde branche, ont apporté avec eux le même dessin. Je ne parlerai pas des Diptères qui sont hors de mon étude, mais, quand une autorité comme le Prof. De Meyere déclare que justement les familles primitives des Diptères possèdent la coloration des nervures transversales comme ornementation la plus commune, cette déclaration ne peut que confirmer ma conviction, que pour la troisième branche (d'après

Handlirsch) du groupe commun, ce dessin doit être considéré comme le dessin originel.

Je ne veux pas dire que ce soit là le seul motif; il se peut par exemple que la tache au milieu de la cellule qu'on voit dans quelques Panorpides (*Panorpa punctata* Klug, voir 31) ait été héritée aussi de la forme ancestrale par les Diptères à côté de la coloration des nervures transversales.

Si l'on admet qu'à leur origine les trois ordres étaient ornés de la même manière, on comprend les directions analogues d'évolution. L'accordance des lignes de descendance déduites de l'observation du dessin, avec celles qui sont obtenues d'une autre façon, donnent un appui solide à notre thèse.

Il y a encore de petites différences dans nos études, par exemple, dans le groupement des motifs.

Le Prof. De Meyere veut les séparer rigoureusement (pag. 88). Mais cette séparation est-elle bien effectuée? L'auteur place entre autres à côté de la coloration des nervures et des rangées longitudinales de taches, l'ornementation de la pointe de l'aile, les bandes, les taches au bout des nervures longitudinales, les bordures des bords de l'aile et le dessin nuageux. Mais l'ornementation de la pointe est-elle composée d'autres motifs que celle des autres parties de l'aile? Que les motifs se soient mieux développés dans la pointe, ou que la couleur du fond soit différente dans cette partie, cela ne donne pas le droit de placer la décoration d'une région de l'aile dans la même rangée que les motifs proprement dits.

Avant de quitter l'étude de cet auteur, je tiens à mentionner l'explication qu'il donne de certaines taches en forme d'oeil. Il admet qu'un noyau clair se produit dans une tache internervurale foncée. Dans les Cossides j'ai trouvé fréquemment des taches avec des noyaux clairs et ici j'ai pu suivre la manière dont elles s'étaient formées; c'était à cause que deux traits s'étaient courbés ou s'étaient élargis dans le voisinage des nervures; après s'être unis, ils formèrent des figures qui renfermaient un espace avec la couleur du fond; la couleur de la partie renfermée a pu se modi-

fier indépendamment de la couleur de fond hors de cette tache.

Et si les Cossides n'atteignaient pas, sous ce rapport, la hauteur de *Parnassius*, dont l'espace renfermé est d'une couleur rouge, tandis que le fond de l'aile est blanc, néanmoins on doit expliquer, à notre avis, les taches de cette espèce de la même manière; le caractère des lignes de délimitation trahit encore son origine d'une manière distincte.

Le Prof. De Meyere met ces taches à noyaux clairs en rapport avec les figures en forme de chevron de *Dicranura*, qu'il conçoit comme des anneaux ouverts. Qu'est-ce que c'est que ces anneaux ouverts? Des demi-anneaux? Ne serait-il pas plus simple de les considérer comme des traits plus ou moins arqués?

Je finirai ici la discussion de l'étude de De Meyere, qui n'a pu me convaincre sous aucun rapport, où nos conclusions n'étaient pas les mêmes.

La Comtesse von Linden a placé au commencement d'un de ses travaux comme devise le mot d'Eimer „que les dessins et les couleurs des Lépidoptères ne sont que des signes qui parlent une langue si claire que quiconque désire connaître la vérité ne peut s'y tromper. Ils nous révèlent, comme les pages d'un livre ouvert, leur origine et leur évolution."

Il se peut que ces mots renferment une part de vrai, il n'en est pas moins certain que ces signes forment jusqu'ici une écriture mystérieuse, dont le déchiffrement est encore dans son début. Que d'autres décident si dans ce qui précède, il a été trouvé une clef, qui puisse nous faire avancer, ne fût ce que d'un pas.

BIBLIOGRAPHIE.

1. Bemmelen, J. F. van, *Ontwikkeling der kleuren op de vlindervleugels.*
Handelingen 2de Nat. en Geneesk. Congres. 1889.
2. Bemmelen, J. F. van, *Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln.*
Tijdschrift der Ned. Dierk. Vereeniging. (2) Deel II, 1889.
3. Bemmelen, J. F. van, *Ueber die Phylogenie der Flügelzeichnung bei Tagschmetterlingen.*
Zool. Jahrbücher Suppl. XV, Band 3, 1912.
4. Bemmelen, J. F. van, *On the phylogenetic significance of the wing-markings of Rhopalocera.*
The transactions of the Second Entom. Congress. 1912.
5. Bemmelen, J. F. van, *Die phylogenetische Bedeutung der Puppenzeichnung bei den Rhopaloceren und ihre Beziehung zu derjenigen der Raupen und Imagines.*
Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellschaft auf der 23sten Jahresversammlung zu Bremen, 1913.
6. Bemmelen, J. F. van, I. *Onderzoekingen over de ontwikkeling van het kleurenpatroon op de vleugels der Nymphaliden, Pieriden en Papilio-oniden, in vergelijking met dat der Hepialiden.*
Tijdschrift der Nederl. Dierk. Vereen. (2) Deel XIV, 1914.
7. Bemmelen J. F. van, II. *Het kleurenpatroon van Zelotypia stacyi.*
Ibidem.
8. Bemmelen, J. F. van, *Ontwikkeling van het kleurenpatroon op vleugels en lichaam der Lepidoptera.*
Handel. van het 15de Nat. en Geneesk. Congres, Amsterdam, 1915.
9. Bemmelen, J. F. van, *Over de phylogenetische beteekenis van het kleurenpatroon der Hepialiden.*
Versl. van de Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, Deel XXIV, 1916.
10. Botke, J. *Bijdrage tot de kennis van de phylogenie der vleugelteekening bij de Lepidoptera.*
Versl. Kon. Akad. van Wetensch., Amsterdam, Deel XXIV, 1916.
11. Bryk, F. *Ein Citronenblatt mit einer ursprünglichen Weiszlingzeichnung.*
Zool. Anzeiger, Bd. XLIV, 1914.

12. Chapman, Th. A. *On the phylogeny and evolution of the Lepidoptera from a pupal and oval standpoint.*
Transact. of the Ent. Soc. of London, 1896.

13. Deegener, P. *Die Metamorphose der Insekten.* Leipzig und Berlin, 1909.

14. Dixey, F. A. *Wing-markings of Nymphalidae.*
Trans. Ent. Soc. of London, Part I, 1890.

15. Dixey, F. A. *On the phylogenetic significance of the wing-markings in certain genera of the Nymphalidae.*
Transact. Ent. Soc. of London, 1890.

16. Eecke, R. van. *A new Hepialid from Sumatra.*
Zoöl. Mededeelingen van het Rijksmuseum van Nat. Historie, Leiden, Deel I, 1915.

17. Enderlein, G. *Eine einseitige Hemmungsbildung bei Telea polyphemus vom ontogenetischen Standpunkt.*
Zool. Jahrbücher, Abt. Anat. und Ontog. der Thiere. Band 16, 1902.

18. Eimer, G. H. Th. *Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Eine systematische Darstellung der Abänderungen, Abarten und Arten der Segelfalter-ähnlichen Formen der Gattung Papilio.* Jena, 1889.

19. Eimer, G. H. Th. *Orthogenesis der Schmetterlinge. Ein Beweis bestimmt gerichteter Entwickelung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung. Die Entstehung der Arten II. Theil. Zugleich eine Erwiderung an August Weismann.* Leipzig, 1897.

20. Göldi, E. *Phylogenie der Hexapoden.*
dans: Lang, Handbuch der Morphologie der Wirbellosen Tiere, Jena,1914.

21. Geest, W. *Eine Aberration von Rhodocera rhamni und Entwicklung der Pieriden-Färbung.*
Allg. Zeitschr. für Entomologie, Bd. VII, 1902.

22. Gebhardt, F. A. M. W. *Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegang'schen Niederschläge in Kolloiden.*
Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellschaft auf der 22sten Jahresvers. zu Halle, 1912.

23. Fischer, E. *Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenese der Vanessen*, Berlin, 1895.

24. Fischer, E. *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften.*
Allg. Zeitschr. für Entom. Bd. VI, 1901.

25. Fischer E. *Lepidopterologische Experimental-Forschungen.*
Allg. Zeitschr. für Entom., Bd. VII, 1902.

26. Fischer, E. *Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften.*
Allg. Zeitschr. für Entom. Bd. VII, 1902.

27. Haase, E. *Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden.* Bibl. zool. 8 Hft, 1891.

28. Handlirsch, A. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen.* Leipzig, 1908.

29. Henneguy, L. F. *Les Insectes. Morphologie, Reproduction, Embryogénie.* Paris, 1904.

30. Herrich-Schäffer. *Sammlung neuer oder wenig bekannter aussereuropäischer Schmetterlinge.* Regensburg, 1850—1858.

31. Jordan, Karl. *An Examination of the Classificatory and some other Results of Eimer's Researches on Eastern Papilio's: A Review and Reply.* Novitates Zoologicae. Vol. V, 1898.

32. Klug. *Versuch einer systematischen Feststellung der Insectenfamilie: Panorpatae und Auseinandersetzung ihrer Gattungen und Arten.* Abh. der Kön. Akad. der Wissensch. zu Berlin, 1836.

33. Kirby, W. F. *A hand-book to the Order Lepidoptera.* Allen's Naturalist's Library, London, 1897.

34. Kirby, W. F. *A Synonymic Catalogue of Lepidoptera Heterocera (Moths).* London, 1892.

35. Linden, M. Gräfin von. *Untersuchungen über die Entwicklung der Zeichnung des Schmetterlingsflügels in der Puppe.* Zeitschr. f. Wiss. Zool., 65. Bd. 1898.

36. Linden, M. Gräfin von. *Neue untersuchungen über die Entwicklung der Schuppen, Farben und Farbenmuster auf den Flügeln der Schmetterlinge und Motten.* Biol. Centralbl., Bd. XVIII, 1898.

37. Linden, M. Gräfin von. *Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen.* Biol. Centralbl. Bd. XVIII, 1897.

38. Linden, M. Gräfin von. *Versuche über den Einflusz äuszerer Verhältnisse auf die Gestaltung der Schmetterlinge.* Illustr. Zeitschr. für Entom. 4. Bd. 1899.

39. Linden, M. Gräfin von. *Morphologische und physiologische Ursachen der Flügelzeichnung und Färbung der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Schmetterlinge.* Verh. des 5 Intern. Zool. Congresses zu Berlin, 1901.

40. Linden, M, Gräfin von. *Die Flügelzeichnung der Insekten — mit besonderer Berücksichtigung der Zeichnung der Lepidopteren — Ihre Entwicklung, ihre Ursachen und ihre Bedeutung für den Verwandtschaftlichen Zusammenhang der Arten.* Biol. Centralbl. Bd. XXI, 1901.

41. Linden, M. Gräfin von. *Le dessin des ailes des Lépidoptères. Recherches sur son évolution dans l'ontogenèse et la phylogenèse des espèces, son origine et sa valeur systématique.* Ann. Sc. Nat. Zool. Tome XIV, 1902.

42. Linden, M. Gräfin von. *Experimentelle Untersuchung über die Vererbung erworbener Eigenschaften.* Biol. Centralblatt. Bd. XXII, 1902.

43. Linden, M. Gräfin von. *Die Farben der Schmetterlinge und ihre Ursachen.*
Leopoldina, 38. Hft. 1902.
44. Linden, M. Gräfin von. *Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen.*
Biol. Centralbl. Bd. XXIII, 1903.
45. Linden, M. Gräfin von. *Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie.*
Biol. Centralbl. Bd. XXIV, 1904.
46. Lijonet, P. *Traité anatomique de la Chenille, qui ronge le bois de Saule.*
La Haye et Amsterdam, 1762.
47. Mayer, A. G. *The development of the wing-scales and their pigment in butterflies and moths.*
Bulletin of the Museum of Comp. Zoology at Harvard College, Vol. XXIX, 1896.
48. Mayer, A. G. *On the color-patterns of the Moths and Butterflies.*
Bulletin of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Vol. XXX, 1897.
49. Mayer, A. G. *On the development of Color in Moths and Butterflies.*
Biological lectures from the Marine Biological Laboratory of Woods Hall, Boston, 1900.
50. Mc. Lachlan, R. *Synopsis of the species of Panorpa, occurring in Europe and the adjoining countries; with a Description of a singular new species from Java.*
Transact. of the Entom. Society of London, 1869.
51. Merrifield, F. *The effects of temperature in the pupal Stage on the colouring of Pieris napi, Vanessa atalanta, Chrysophanus phloeas and Ephyra punctaria.*
Transact. Entom. Society. London, 1893.
52. Meyere, J. C. H. de, Verslag van de 70ste Zomervergadering der Ned. Entom. Vereeniging, 1915.
53. Meyere, J. C. H. de, Verslag van de 49ste Wintervergadering van de Ned. Entom. Vereeniging. 1916.
54. Meyere, J. C. H. de, *Zur Zeichnung des Insekten- im besonderen des Dipteren- und Lepidopterenflügels.*
Tijdschrift voor Entomologie, Deel IX, 1916.
55. Oudemans, J. Th. *De Nederlandsche Insekten.* 's Gravenhage, 1900.
56. Oudemans, J. Th. *Etude sur la position de repos chez les Lépidoptères.*
Kon. Akad. v. Wetenschappen, Amsterdam, 1903.
57. Pankrath, O. *Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven.*
Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. XLIX, 1890.
58 Piepers, M. C. *Die Farbenevolution (Phylogenie der Farben) bei den Pieriden.*
Tijdschrift Ned. Dierk. Vereeniging, (2) Deel V, 1898.
59. Piepers, M. C. *The evolution of colour in Lepidoptera.*
Notes from the Leyden Museum, Vol. XXII, 1899.

60. Poulton, E. B. *The external Morphology of the Lepidopterous Pupa: its Relation to that of the other Stages and to the Origin and History of Metamorphosis.*
Transact. of the Linn. Society of London, 1891.
61. Petersen, W. *Bemerkungen zur Systematik der Schmetterlinge.*
Allg. Zeitschr. für Entom. Bd. VII, 1902.
62. Rothschild, W. *Some new Cossidae from Queensland, bred by Mr. F. P. Dodd.*
Novitates zoologicae Vol. X, 1903.
63. Schäffer, C. *Beiträge zur Histologie der Insekten.*
Zool. Jahrb. Abth. für Anatomie, Bd. III, 1889.
64. Schaus, W. *Descriptions of New South-American Moths.*
Proceedings U. S. National Museum, Vol. XXIX, 1906.
65. Schröder, Chr. *Experimental-Untersuchungen bei den Schmetterlingen und deren Entwicklungszuständen.*
Illustr. Wochenschr. für Entomol. Bd. I, 1896.
66. Schröder, Chr. *Die Zeichnungs-Variabilität von Abraxas grossulariata L, gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenztheorie.*
Allg. Zeitschr. für Entom. Bd. VIII, 1903.
67. Schröder, Chr. *Kritik der von Herrn Dr. E. Fischer (Zürich) aus seinen »Lepidopterologischen Experimentalforschungen gezogenen Schlüsse auf Grund einer neuen Erklärung des Wesens derselben.*
Ibidem.
68. Schröder, Chr. *Handbuch der Entomologie*, Jena, 1912.
69. Seitz, A. *Cossidae*, dans: A. Seitz. Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Abteilung I. Die G. S. des Palaearktischen Faunengebietes.
70. Spuler, A. *Zur Stammesgeschichte der Papilioniden.*
Zool. Jahrbücher. Abt. Syst. Geogr. und Biologie der Thiere, Bd. 6, 1891.
71. Spuler, A. *Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge.*
Zeitschr. für Wiss. Zool. Bd. LIII, 1892.
72. Smolian, Kurt. *Ueber die Variabilität des braunen Bärenspinners (Arctia caja L.) und die Beziehungen desselben zu den ihm nächstverwandten Arctiiden, gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenztheorie.*
Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft, Bd. 50, 1913.
73. Standfusz, M. *Handbuch der paläarktischen Gross-Schmetterlinge für Forscher und Sammler*, Jena 1896.
74. Urech, F. *Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die zeitl. Succession ihres Auftretens (Farbenfelderung) auf den Puppenflügelchen von V. urticae und Io.*
Zool. Anzeiger, Bd. XIV, 1891.
75. Urech, F. *Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen Puppen und Schmetterlingen und an ihren Secreten.*
Zool. Anzeiger, Bd. XIII, 1890.
76. Walter, A. *Palpus maxillaris Lepidopterorum.*
Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XVIII, 1884.

77. Walter, A. *Beiträge zur Morphologie der Schmetterlinge. I Mundteile.* Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XVIII, 1885.

78. Weismann, A. *Studien zur Deszendenztheorie. I. Ueber den Saisondimorphismus der Schmetterlinge.* Leipzig, 1875.

79. Westwood, J. O. *Monograph of the Genus Panorpa with Descriptions of some Species belonging to other allied Genera.*
Transact. of the Entom. Soc. of London, Vol. IV, 1845—1847.

80. Woodworth, C. W. *The wing veins of Insects.*
Contributions from the Zoological Laboratory of the Museum of Comp. Zool. at Harvard-College, Univ. of California. Publications.
Technical Bulletins. Entomology, Vol. 1, 1906.

LEGENDE DES PLANCHES.

PLANCHE VI.

Fig. 1, *Cossus cossus*, dessus, (Coll. De Boer et Kooy).
Fig. 2, » » , dessous, (» De Boer et Kooy).
Fig. 3, » » , dessus, (» Kallenbach).
Fig. 4, » » , dessous, (» Kallenbach).
Fig. 5, » » , dessus, (» Oudemans).
Fig. 6, » » , dessous, (» Oudemans).
Fig. 7, » » , dessus, (» Oudemans).
Fig. 8, *Cossus palmaris*, dessus, (Coll. Staudinger).
Fig. 9, *Cossus* sp., dessus, (Coll. (Staudinger).
Fig. 10, *Cossus* sp. (Equateur), dessus, (Coll. Staudinger).

PLANCHE VII.

Fig. 1, *Zeuzera pyrina*, dessus, (Coll. personelle).
Fig. 2, » sp., (Afrique), dessus, (Coll. Jard. Zool.).
Fig. 3, *Xyleutes* (*d'urvillei*?) ♂, dessus, (Coll. Jard. Zool.).
Fig. 4, » » » dessous, (» » »).
Fig. 5, » » ♀, dessus, (» » »).
Fig. 6, » » » dessous, (» » »).
Fig. 7, » sp., dessus, (Coll. Jard. Zool.).
Fig. 8, » » dessous, (» » »).
Fig. 9, » sp., dessus, (» » »).
Fig. 10, » » dessous, (» » »).
Fig. 11, *Endoxyla lituratis*, dessus, (Coll. Jard. Zool.).
Fig. 12, » *strix*, dessus, (Coll. Staudinger).

PLANCHE VIII.

Fig. 1, *Endoxyla strix*, dessus, (Coll. Staudinger).
Fig. 2, » » , dessous, (» »).
Fig. 3, » » , ♀, dessus, (Coll. Jard. Zool.).
Fig. 4, » » , ♀, dessous, (» » »).
Fig. 5, » *ligneus*, ♂, dessus, (Coll. Jard. Zool.).
Fig. 6, *Langsdorfia frankii*, dessus, (Coll. Jard. Zool.).

Fig. 7, *Prionoxystus robiniae*, ♂, dessus (Coll. Jard. Zool.).
Fig. 8, » » » dessous (» » »).
Fig. 9, *Arbela* sp, dessus, (Coll. Jard. Zoöl.).
Fig. 10, » » dessous, (» » »).
Fig. 11, *Eriocrania sparmannella*, dessus, (Coll. Musée de Leyde).
Fig. 12, *Calpe capucina*, dessus, (Coll. Kallenbach).

PLANCHE IX.

Fig. 1, *Phryganea varia*, dessus, (Coll. personelle).
Fig. 2, » *grandis*, dessus, (Coll. De Meyere).
Fig. 3, *Limnophilus affinis*, dessus, (Coll. personelle).
Fig. 4, *Neuronia imperialis*, dessus, (Coll. Musée de Leyde).
Fig. 5, » » , var. *regina*, dessus, (Coll. Musée de Leyde).
Fig. 6, » *reticulata*, dessus, (Coll. Musée de Leyde).

FIGURES DANS LE TEXTE.

Pag.
Fig. 1. Quelques écailles de *Cossus palmaris* entre An_1 et An_2 . . . 155
Fig. 2. Cellule R_3—R_4 de *Cossus palmaris*. Dessus de l'aile antérieure gauche 156
Fig. 3. Une des taches foncées de *Zeuzera pyrina* 165
Fig. 4. Une des taches pâles de *Zeuzera pyrina* 165
Fig. 5. Fragment de l'aile antérieure de *Xyleutes* sp. (*d'urvillei*?) ♀. Transitions de traits en réseau coloré. 170
Fig. 6. Fragment de l'aile antérieure de *Xyleutes* sp. (*d'urvillei*?) ♀ . 171
Fig. 7. Cellule M_2—M_3 de l'aile antérieure de *Xyleutes* sp. Dessus . . 174
Fig. 8. Cellule costale (C—S C) de l'aile postérieure droite de *Xyleutes strix* ♀ 181
Fig. 9. Cellule costale (C—S C) de l'aile postérieure gauche de *Xyleutes strix* ♀ 181
Fig. 10. Cellule M_3—Cu_1 de l'aile antérieure de *Prionoxystus robiniae*. Dessus 189
Fig. 11. Cellule du dessous de l'aile postérieure de *Vanessa io* avec les traits effilochés 208
Fig. 12. Aile de *Bittacus corethrarius* Ramb. 237

TABLE DES MATIERES.

Pag.

Chapitre I. Introduction 115
A. Historique. 115
1. Les recherches ontogénétiques 115
2. Les recherches morphologiques comparées 125
3. Les recherches expérimentales 132
4. Aberrations et anomalies 135
5. Les couleurs et leurs pigments 136
6. Rapport entre le dessin des Lépidoptères et d'autres ordres d'Insectes 139
B. Les opinions d'aujourd'hui sur le dessin primitif 143

Chapitre II. Descriptions des divers dessins. 146
A. Matériel et méthode 146
B. La terminologie de l'aile 147
C. La famille des Cossides 149
1. Cossus cossus L.. 150
2. Cossus palmaris 154
3. Cossus sp.. 158
4. Cossus sp.. 160
5. Cossus terebra T. 162
6. Cossus modestus Stgr. 162
7. Zeuzera pyrina L. 163
8. Zeuzera sp. 165
9. Duomites leuconotus Walker. 166
10. Xyleutes pyracmon Cram. ♂ 168
11. Xyleutes (d'urvillei ?). ♀ 169
12. Xyleutes sp. (d'urvillei?) ♂. 173
13. Xyleutes sp. 173
14. Xyleutes sp. 176
15. Xyleutes lituratis Donov. 178
16. Xyleutes (Endoxyla) strix L.. ♀ 179
17. » » » . ♂ 182
18. Endoxyla ligneus Butl 184
19. Langsdorfia frankii Hb. 185
20. Prionoxystus robiniae Boisd 187

Pag.
21. Hypopta thrips Hb. 189
22. Holcocerus arenicola Stgr. 190
23. Phragmatoecia castanea Hb. 191
24. Stygia ledereri Stgr. 191
25. Stygia australis Lr. 192
D. La famille des Arbélides. 193
1. Arbela sp. 193
E. La famille des Microptérygides 195
1. Eriocrania sparmannella F. 195
F. L'ordre des Trichoptères 196
1. Phryganea varia F. 196
2. Phryganea grandis L. 198
3. Limnophilus marmoratus Curt. 199
4. Limnophilus flavicornis F. 199
5. Limnophilus rhombicus L. 200
6. Limnophilus affinis Curt. 200
7. Neuronia imperialis Snell. v. Voll. 200
8. Neuronia imperialis, var. regina Lachl. 201
9. Neuronia reticulata L. 203

Chapitre III. Les divers motifs. 204
Chapitre IV. Le dessin primitif et ses modifications. 214
Chapitre V. L'origine du dessin primitif. 230
Chapitre VI. Résumé 245

Bibliographie 251
Légende des planches 257
Figures dans le texte 258


1


7


6


2


5


8


3


4


9


10

Van Egmond phot.



1



2



3



4



5



6



7



8



9



10



11



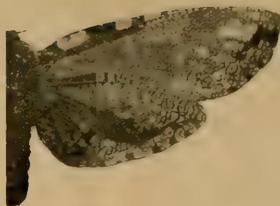
12

Van Egmond phot.


1


2


3


4


5


6


7


8


9


10

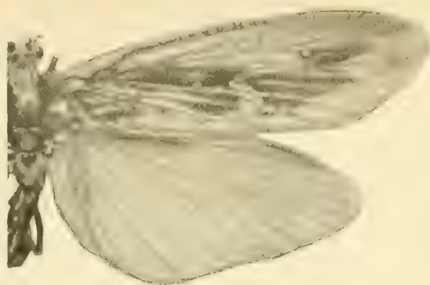

11


12

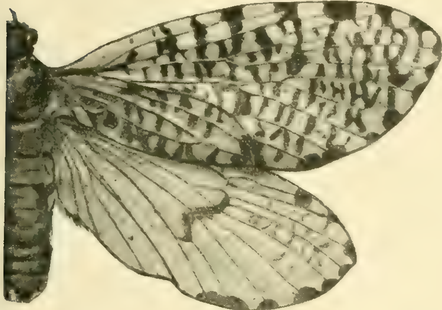
Van Egmond phot.



1



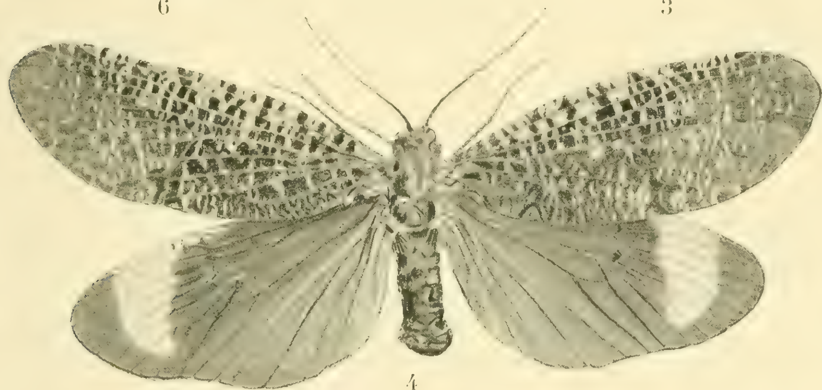
2



6



3



4



5

Van Egmond phot.

ON THE SETAL PATTERN OF CATERPILLARS AND PUPAE

BY

Dr. A. SCHIERBEEK.

(With Pl. X—XIV).

CHAPTER I.

Introduction, Material and Method.

§ 1. Introduction.

The well-known treatise of Weismann (1876) on the Sphingid-caterpillars has given rise to many recent investigations of the Lepidoptera. It very soon became evident that many important discoveries could still be made about these well-known insects, although they have been observed for centuries, even if one confines oneself to external characteristics only. The studies of Weismann on the seasonal dimorphism (1876), the rediscovery of Ratzeburg's observations (1840) on the external sexual characteristics of the pupae by Jackson (1890) and Poulton (1890), the studies by Poulton on the antennae and wingsheaths of the nymphae, the enlargement of our knowledge of the primary colour-pattern on the wings of the butterflies by J. F. van Bemmelen (1890), the investigations by Spuler (1892) of the wingveins and by Walter (1885) and Chapman (1893 B) of the active mandibles of *Micropteryx* are the most striking proofs, of how many important and successful investigations could still be made in the morphology of the Lepidoptera, in the last decades.

W. Müller's (1886) treatise showed us the constancy in the arrangement of the so-called primary hairs of the Nymphalid-caterpillars. In a supplement this writer points out, that the same pattern occurs also in other families.

At Prof. J. F. VAN BEMMELEN's suggestion I decided to investigate how far this assertion holds good for different families. My purpose was to find an answer to the following questions:

1⁰. Does a conformity exist between the different colours, the pattern and the skin-relief of the caterpillars of the Rhopalocera, perhaps also of the Heterocera?

2⁰. Is it possible to deduce from this conformity a general plan of the caterpillar pattern, and if so, does this possess a metameric character?

3⁰. Can any connection be found between the pattern of caterpillars and that of pupae, perhaps even with the colourpattern on the body of the imagines?

In thinking these questions over, I soon found that the following points are connected with the former three, viz:

4⁰. Is the arrangement of the hairs on all segments the same or is it different; and in the latter case, what are the relations of these differing segments in other anatomical respects?

5⁰. Is the arrangement on one individual in all stadia the same?

6⁰. Have all the individuals of one species the same pattern?

Not until I had solved these last questions, could I expect to find an answer to the first three. A priori I might expect a certain constancy of the setal pattern. The investigations by DE MEYERE (1894) of the hairs of the mammals, by MEGUSAR and WERNER of the spots on *Salamandra maculosa*, gave rise to the supposition that here also a constancy might be expected. In the beginning of August 1914, I was not yet acquainted with the extensive literature on the setae of the caterpillars. SPULER's remark (1910, p. VII) did not make me think that the primary pattern would be maintained with such pertinacity.

The 6th question I could drop very soon, as it appeared that the fluctuation or individual variation (PLATE, 1914, p. 148) is so insignificant, that it might practically be neglected. This fact apparently so simple, indicates already the great constancy of the pattern of caterpillars (see however *Papilio machaon*). During my investigation it turned out that not all the colours of cater-

pillars can stand the influence of alcohol. I therefore had to confine myself to the arrangement of the setae. For the solution of the third question I could only collect a few data which will be mentioned under the species of which I have examined the pupae. In chapter VII I intend to come back to this point. As only those naturalists, who have a very extensive collection at their disposal can fully solve this problem, I am obliged to leave the further investigation to others.

In working out the different questions I became convinced that the 4th and the 5th are the cardinal points of the investigation. Through the 4th question especially I came into contact with problems, which entirely differed from those I had originally thought of. Here too I wish to thank Prof. J. F. VAN BEMMELEN for the manner in which he encouraged me to enlarge the subject of my investigations, and for the way in which he inspired me with interest for it and also for his kindness in assisting me with his knowledge of the extensive literature.

§ 2. **Material and Method.**

There are a great number of books about caterpillars, with coloured and uncoloured figures, but most of them are unsuitable for my purpose. In general the figures of caterpillars are still more inaccurate than those of their imagines, of which VAN BEMMELEN said (1913, p. 107), that he found one great difficulty in his work on the colourpattern of the body of Lepidoptera, viz: that neither most of the existing figures of butterflies and moths, nor the dried specimens of the collections were suitable for a more exact analysis of this part of their colour-pattern, and that this was the same with the very few figures of the nymphs and caterpillars in the entomological illustrated publications. I cannot but agree with these words, making an exception for PACKARD's standard-work on the Bombyces (1895—1914). As it would be too expensive to make such large photographs of each caterpillar as VAN BEMMELEN did for the nymphs of *Papilio machaon* and *podalirius*, *Vanessa io*, *Pieris brassicae* and *napi*, *Aporia crataegi*.

Euchloe cardamines, *Gonopteryx rhamni* and *Thais polyxena*, I have only made Indian ink drawings, with the aid of the „Zeichenapparat nach Abbe (Zeiss. Jena)." For the composition of the plates, these enlarged drawings were all reduced to the same size: ± 10 cm., by photographic reproduction. In consequence the smaller and younger specimens are represented on a much larger scale than the bigger and full-grown animals, but their actual size can always be accurately ascertained by the scale given with each figure.

These figures have the advantage that they reproduce the real aspect of the animals.

The implantation and in most cases also the length of the setae has been traced exactly from the fresh or conservated specimens. Except where a homogeneous spreading of the setae occurred and I had to work according to a scheme, I could always use this method. This method of drawing from life with a magnifying apparatus, and of reducing these enlarged figures to a certain standard length, seems to me preferable to that followed by Tsou (1914). This writer describes a method by which the length and the breath of the setae can be determined. In chapter II I shall refer to his work.

In my method, which has also been applied in Packard's work on the Bombyces (1895—1914), the growth in length becomes so to speak eliminated, and therefore the variations of the pattern become more distinctly visible. At the same time these figures can be used to study the growth in thickness of the successive segments in the different instars, as the correlations of growth fully deserve to be studied further. I believe that up till now only the head has been studied in this manner. The well-known leaps in the changes of the size of the head have often assisted me to determine the moment of the moult, in cases where this was not mentioned with the preserved material. Many investigators have only turned their attention to the fullgrown caterpillars. It therefore seemed to me an interesting subject to examine the placing of the setae in all instars as accurately as possible. The difference of the results of my investigations and of those of many

others must be attributed for a great part to their not having examined the younger instars.

I should have liked to study the living animals only, but this proved to be too difficult. Therefore the animals were nearly always preserved in alcohol of 96%. As I have already said, this causes the colour to disappear for the greater part. Nearly the whole material has been cultivated in the Zoological Laboratory in the University of Groningen. Mr. E. THEYSSEN, the attendant of the Laboratory, was charged with the care of the living animals and with preserving them; and here I wish to thank him for the trouble he has taken. Before the investigation the preserved caterpillars were soaked in glycerine-gelatine. A certain quantity of this substance in a solid state was placed on the object-glass, on which the caterpillar also lay, moistened by alcohol. The glycerine-gelatine on the object-glass was somewhat heated till it became entirely liquid, when it mixed with the alcohol. Thus I obtained preparations which did not shrivel up and which on the whole kept very well. Very thick caterpillars had to be examined in a dry state or lying in a watch-glass with alcohol, sometimes after the hairs had been cut very short.

Besides this material I could dispose of the magnificent collection of Dr. F. W. O. KALLENBACH at Apeldoorn. This very rich collection has been presented by the collector to the Zoological Laboratory in the University of Groningen. Besides the numerous imagines it contains the mounted and dryed caterpillars of most of the species and of many even more or less complete series of the stages of development. The specimens which I have used are indicated by *Coll. Kall.* Many entomological plates I have looked through, and though the objections already mentioned could not be discarded, the figures sometimes gave valuable indications as to the direction in which the further investigation had to be made. The works indicated with an asterisk give the most correct figures and descriptions. As a proof of the unreliability of the figures in scientific entomological works, I draw attention to the figure Taf. III, fig. 38 in WEISMANN's before mentioned study

of *Deilephila euphorbiae*, which bears a stigma on the mesothorax as well as on the metathorax.

A list of the illustrated works I consulted follows, the exact titles are to be found in the bibliography; the date given refers to the beginning of the publication.

De Réaumur 1737.
Sepp 1762.
Hübner 1786.
Ratzeburg 1840.
Duponchel 1849.
Horsfield and Moore 1857.
*Millière 1858.
Wilde 1861.
*Buckler 1886.
Scudder 1888.
Hofmann 1893 see Spuler.
*Packard 1895.
Beutenmuller 1900.
Forrester 1907.
Tonge 1907.
*Spuler 1910.

In chapter VI I have given a systematic synopsis of the caterpillars which I have examined. Of those families, of which I had no specimens at my disposal, I have given an account taken from the literature on the subject.

CHAPTER II.

Literature.

The studies by Weismann which I have mentioned before, were made to prove the correctness of the ideas introduced by Darwin on the transformation of the organisms. He had two reasons for his choice of the pattern of caterpillars as a test-object for his theoretical conceptions:

1. because with them sexual selection is out of the question.

2. because only the colouring of caterpillars was considered to be of value for the life of their bearers and not the pattern, which has nothing to do with the colour.

For special reasons Weismann confined himself to the *Sphingidae*. His terminology is as follows:

1. Linea dorsalis, placed in the middle of the dorsum.
2. Linea stigmalis or linea suprastigmalis and infrastigmalis.
3. Linea subdorsalis, just between 1 and 2.

It is well known how Weismann brought back the eye spots and the ringed spots to the linea subdorsalis. He distinguishes four ontogenetic and phylogenetic stages in the course of development of the colourpattern during larval life.

Stage I. Green, without any pattern.

Stage II. Subdorsal line, sometimes also a dorsal and a stigmal line.

The biological value of this stripe was that it divided the strikingly large body of the caterpillar into parts and in that way made it less conspicuous.

Species showing this longitudinal striation lived on grasses and conifers.

Stage III. Cross stripes l. c. p. 127.

New characters arise only during the ultimate stages of the larval life and when new ones are developed, they disappear from the last stage and arise in the former one. The character of the cross stripes becomes completed by accompanying coloured borders (shadow).

Stage IV. The eye spots (with a dark pupil = central spot, a bright shining spot and a dark ring) and the ringed spot (without central spot) arise from or in connection with the subdorsal line, on the fourth and fifth segment of *Chaerocampa* (l. c. p. 97) and on the eleventh caudal-horn segment of *Deilephila.* The spotted pattern is a warning colour. Weismann was able to point out a biological meaning for these three principal elements of the sphingidal pattern and thus he could explain their origin by natural selection. For the explanation of the repetition of a locally originating pattern on the other segments, however, he had to refer to the rule of correlation (l. c. p. 136).

Weismann declares positively that the first stage has no pattern e. g. *Deilephila euphorbiae* (l. c. p. 25). „When, however, the youngest larvae of this species are scrutinized with a high power, it is seen that from the beginning they are dark-green, while the horn is black, so also are the head, the feet and a semi-circular chitinous shield on the dorsum of the prothorax and one paired and two unpaired chitinous shields on the last segment.

As yet no trace is to be found of the pattern, which appears later on. The stigmata are visible as white spots. On each segment there is a number of warts (in most cases ten) each of which bears a simple bristle. When the small caterpillars have obtained a length of 7 mm. they are olive-green and no longer form such a great contrast with the green Euphorbia leaves as before; still they do not possess any definite pattern. After five days the first moulting takes place and with it a very complicated pattern suddenly appears (fig. 38—39)."

WEISMANN also mentions a full-grown *Smerinthus* (?) species in the museum in Berlin of which he says, „that it is sparsely covered with bristles but does not show a trace of any pattern, and agrees all the more with the youngest stage of most of the now living *Spingidae* as it also has short bristles thinly spread over the surface of the animal. This „living fossil" had a length of 6 cM."

For the rest the pattern of the hairs resembles that which I found amongst others in *Sphinx ligustri* and *Smerinthus tiliae*.

WEISMANN's classical treatise has rightly met with much appreciation but, unfortunately, has found too little imitation.

For a more exact insight into the system of the Lepidoptera a complete knowledge of caterpillars will without doubt prove to be of great value.

The accuracy of WEISMANN's investigations and the great keenness with which he has deducted very comprehensive theories from apparently unimportant facts, guarantee to his work a prominent place in zoological literature.

In his next study WEISMANN (1876 II_2) discusses the so-called „parallel rows". He starts from the following argument (l. c. p. 141):

„If the development of the organic world depends upon a phyletic vital power, there must have taken place and still be taking place what I call „phyletic parallelism", i. e. the development of the two stages of metamorphic species must have taken place in exactly parallel direction; each transformation of the butterfly would have been accompanied or followed by a transformation of the caterpillar, and the systematic groups of the butterflies would

be found again in just the same way in a system of the larvae, or in other words: the relation of forms of the caterpillars must harmonise precisely with that of the butterflies."

„If the development is only the reaction of the specific organism to the influence of the outer circumstances, dissimilarities in the phyletic development of the different stages of life might be expected" ... A congruency might be the consequence of correlation.

WEISMANN goes on to say (l. c. p. 157) "that the primitive cause of variations when coming from outer circumstances must occur far oftener with larvae than with butterflies."

DARWIN points out the heridity in corresponding ages or as HAECKEL calls it: homochronic heridity.

WEISMANN thinks he has here found an explanation for the great differences between larva and imago (p. 168) „as the acquirements of the separate stages in the following generations are always transferred to those stages themselves but the other stages remain untouched".

After having discussed the different families, to which I shall return later on in discussing the groups, WEISMANN comes to the following conclusion: „there is a great congruency between the system of larvae and that of imagines, especially where the genera are concerned, but the incongruencies appear mostly with varieties and families". To the questions, what may be the cause of the difference in form of butterflies and moths being so much greater than that of their caterpillars, and why the imagines of the Rhopalocera have so many characteristics in common which their caterpillars do not possess, WEISMANN gives the following answer (l. c. p. 195): „that this might be explained by the great differences in the manner and duration of life of the imagines."

WEISMANN's study was followed by a great many others, some of which I intend to discuss with the families. Here I will only give a short index of those which are of general importance.

WILHELM MÜLLER is the first (1886) who pays special attention

to the arrangement of the „hairs" on caterpillars. It is true that DE RÉAUMUR had pointed out in 1736 the peculiar warts of different caterpillars and the plumed hairs they bear, also that MILLIÈRE added a drawing of the back part of the body with the hairs on the last three segments (1858 I, Pl. I, fig. 4) to his description of *Coccyx junipera* Mil., but no systematic investigation of the arrangement of the hairs had, as far as I know, taken place before W. MÜLLER.

Before going further I wish to observe that the „hairs" of the insects are mostly developed as offshoots of a hypodermis-cell. They are absolutely different in construction from the hairs of mammals and therefore the word *setae* has been introduced for them by LANKESTER. Consequently I shall only use the word „hairs" in this study, in cases where the writers quoted do not mention the word setae for some reason or other. FRACKER (1915, p. 38) thinks that the setae are sensory in function. As with all kinds of other organs the form of the setae of the caterpillars often gets more intricate after each moult, so that it is of great importance to examine all the succeeding stages, and thus to get a good insight into the covering of the skin of the full-grown caterpillars. To avoid confusion between the two meanings of the word stage (the caterpillar or larval stage, the pupal stage, and the period between two moults of caterpillars), FISCHER has introduced the term *instar* for the last mentioned meaning. The larval stage therefore consists of several *instars*.

MÜLLER began to pay attention to the first instar of the Nymphalid-larvae. In them he discovered a constant arrangement of the so-called „primary bristles" which he gave the numbers 1—6 (see Nomenclature). Bristle 6 only occurs on the segments 2—5 and 10—12.

The segments 1, 2 and 3 (the thoracic rings) are different and so is segment 12. A comparison of the bristles proves that there is a special segment 12*a*, but this only exists during the first instar. It is very easy to homologize the bristles on the segments 4—12 (the abdominal ones) but the mesothorax and metathorax are widely different, a shifting may perhaps have taken

place in their arrangement in connection with the development of the wings and the disappearance of the stigmata. To this I shall refer again in chapter V.

Just before the first moult white spots glimmer through the skin, some of which will grow into secondary bristles (scoli) and others are destined to become the white warts which are the cause of the pattern.

The starting point of these secondary bristles does not coincide with that of the primary ones (l. c. p. 110 and fig. 14, Pl. 3), very often they are median and consequently unpaired, which is never the case with the primary ones (See Pl. X, fig. 1).

The pattern of the caterpillar often passes on to the pupa, the cuticular pigments disappear and the subcuticular ones remain (l. c. p. 231).

In contradistinction to WEISMANN, MÜLLER (l. c. p. 232) says that the new characteristics which have appeared during the larval stage are shifted on to the pupal stage and the other way about.

With each moult the scoli of the *Nymphalinae* get more and more intricate. He calls them after the line on which their base is fixed. In an appendix MÜLLER mentions the observations on the origin of the scoli known up to that time (l. c. p. 250), and also shows that the pattern of the primary hairs is found again in other families. He then says:

Spines arise:

1. As independent elevations, without any relation to setiferous warts: horns of the *Nymphalidae*, pseudo-spines of *Caligo* and *Danais*, gills of *Cataclysta* and *Paraponyx*.

2. By transformation of warts bearing bristles; viz.:

a. Of the warts of primary bristles, probably the most common method (forked tail of the *Satyridae*, pseudo-spines of the *Papilionidae*, spines of the *Saturniadae*, tail-horn of the *Sphingidae*).

b. Of the warts of the secondary bristles (spines of the *Nymphalinae*).

The biological meaning of the spines cannot be for defence against caterpillareaters (l. c. p. 93), for caterpillars with large

and numerous spines are persecuted just as much as those without them.

In his derivation of the spines from the secondary bristles and not from the primary ones, MÜLLER is in contradiction with GRUBER (1884). In a discussion of the American *Papilionidae* and *Nymphalidae* GRUBER says (l. c. p. 476). „The *Papilionidae* often possess in the first instar warts with spoon-shaped setae and sometimes with forked ones which become smaller during the moults and which have sometimes totally disappeared after the first moult.

„The *Nymphalidae* have small bristles in the first instar, each apart on an elevation and later on we see large warts with numerous bristles, completely agreeing in number and place with the elevations of the first instar. (See *Papilionidae* and *Nymphalidae*, Chapter VI)".

SCUDDER (1888) too gives a description of the caterpillars.

He names the setae, spines etc. after the lines which connect them with each other and he distinguishes twelve paired and two unpaired lines viz. the *dorsal* or *mediodorsal*, subdorsal, laterodorsal, supralateral, *lateral*, *infralateral*, laterostigmatal, suprastigmatal, *stigmatal*, infrastigmatal, ventrostigmatal, lateroventral, subventral, *ventral* or *medioventral*.

The italicized lines divide each side of the body in three parts which are about equally large.

SCUDDER (p. 12) observes: „All of our butterfly caterpillars are clothed with hairs . . . ., their arrangement affords admirable generic characteristics which have not hitherto been sufficiently appropriated. It should be stated that juvenile caterpillars in their first stage may be safely said to differ generically from themselves at a mature epoch. The hairs, spines etc. are placed in transversal and longitudinal rows, the former are subordinate to the latter".

On p. 235 SCUDDER says his opinion on the ancestors is that the surface of the body was profusely covered with little papillae from each of which sprang a minute simple hair. In harmony with this he says that the wings too of the first butterflies were uniformly dark brown. In the course of this paper I hope to prove that a homogeneous spreading of the setae is not a primary

feature, whilst for the colour of the wings of Lepidoptera I refer to J. F. VAN BEMMELEN (1889—1916), J. BOTKE (1916), J. H. DE MEYERE (1916).

The next study which is of great importance for the knowledge of the setae is that of PACKARD (1890). Without paying much attention to the arrangement of the setae, PACKARD especially devoted himself to their different shapes. What struck him especially with the Bombyces, was the intricate shape of the setae of the full-grown caterpillars. He examined their ontogenesis and thereby was led to the establishment of a series of types (l. c. p. 512 sqq.) of tubercula and setae which are often used even now in descriptions. PACKARD's list, which has also been included in the great work (1895) on the Bombyces, may be cited here:

„*A.* **Tubercles.**

a. Simple and minute, due to a slight thickening of the hypodermis and a decided thickening of the overlying cuticle; the hypodermis contains a large unicellular gland either for the secretion of the seta or for the production of poison.

1. Minute piliferous warts (Most *Tineid*, *Tortricid* and *Noctuid* larvae).

2. Enlarged smooth tubercles, bearing a single seta.

(Many *Geometrid* and *Bombycine* larvae).

3. Enlarged, spherical tubercles, bearing a number of setae, either radiated or subverticillate (*Arctians*, *Lithosians*, *Zygaenidae*, including some *Glaucopinae*).

4. High, movable, smooth tubercles, having a terrifying function (*Schizura*, *Xylinodes*, *Notodonta*, *Nerice*).

5. Low and broad, rudimentary, replacing the „caudal horn" (*Choerocampa*, the European *Pheosia dictoea* and *dictoeoides*).

b. More or less spinulose or spiny (disappearing in some *Sphingids* after stage *I*).

1. Long and slender, usually situated on top of the eighth abdominal segment, with microscopic spinules in stage *I*. (Most *Sphingidae* and *Sesia*).

2. Smooth, subspherical warts (*Zygaenidae* e. g. *Chalcosia*, East Indies) or elongated but still smooth (*Attacus atlas* and a species from South-western territories U. S. A.).

3. Subspherical or clavate, spiny tubercles of many Attaci, the spinules usually short.

4. Spinulated spines or elongated tubercles of *Ceratocampidae* and *Hemilucidae* (*H. io* and *H. maia* etc.).

5. Spikelike hairs or spines (*Samia cynthia*, *Anisota*, East-Indian *Hypsa*, *Anagnia*).

6. Antler-like spines. Early stages of *Heterocampa biundata*, *guttiritta* and *obliqua*.

B. **Setae** („hairs", bristles etc.).

1. Simple, fine, short or long, microscopic or macroscopic setae, tapering hairs, scattered or dense, often forming pencils (Many *Bombyces*, *Zygaenidae*, *Noctuobombyces*, *Apatelae*).

2. Glandular hairs, truncate, spindle-shaped or forked at the end and secreting a more or less viscid fluid (Many in stage I and II of *Notodontians*, many *butterfly-larvae* and in the last stages of *Pterophoridae*).

3. Long, spindle-shaped hairs of *Apatelodes*, *Apatela americana*, and the European *Tinolius eburneigutta* Walk.

4. Flattened, triangular hairs in the tufts or on the sides of the body of *Gastropacha americana*, or flattened, spindle-shaped scales in the European *G. quercifolia*.

5. Spinulated or barbed hairs. Most *Glaucopides*, etc. *Arctians*, *Lithosians* and *Liparidae* and many other *Bombyces*.

C. **Pseudo-tubercles.**

1. The filamental anal legs (stemapoda) of *Cerura* and *Heterocampa morthesia*.

2. The long suranal spine of *Platypterícidae*."

PACKARD's view on the origin of these different forms is the following (1890 l. c. p. 560):

1. The more prominent tubercles and spines or bristles arising

from them, are hypertrophied piliferous warts, the warts with the seta or hair which they bear being common to all caterpillars.

2. The hypertrophy was probably primarily due to a change of station from herbs to trees, involving better air, a more equable temperature, perhaps a different and better food.

3. The enlarged and specialized tubercles developed more rapidly on certain segments than on others, especially the more prominent segments, because the nutritive fluids would tend to more freely supply parts most exposed to external stimuli.

4. The stimuli were in great part due to the visits of insects and birds, resulting in a mimicry of the spines and projections on the trees, the colors (lines and spots) were due to light or shade, with the general result of protective mimicry or adaptation of tree-life.

5, 6, 7, 8 and 9. Through heredity these first steps in the evolution, in the beginning due to primary factors of evolution (Neo-lamarckism) became constant, due to segregation and natural selection, because intercrossing with low feeders would cease.

As the probable time of the origin of the large setae and warts Packard mentions: „the critical time attending or following the close of the Palaeozoic or the early part of the Mesozoic age, the time when deciduous trees and flowers probably began to appear" (l. c. p. 506).

In 1893 Packard refers again to this subject, in which he thinks he has found a basis for a natural classification of the Bombyces (see chapter VI).

Dyar independently of W. Müller, examined the primitive pattern in 1894 and has even made an analytical list for determinations according to the setae.

As for the nomenclature I refer to Chapter V. His table follows here.

Synopsis of the Families of Lepidopterous Larvae.

A. More than one tubercle on the third annulet and more than three on the base of the leg. — *Jugatae*, *Hepialidae*.

AA. Not more than one tubercle on third annulet and only six above the base of the leg. — *Frenatae*.

B. Three tubercles on middle annulet, none on the third. Tubercles IV and V approximate, two thoracic shields. *Psychidae.*

BB. No more than two tubercles on middle annulet and usually one on the third annulet, one thoracic shield (prothoracic).

C. Tubercles IV and V approximated or consolidated. *Generalized Frenatae.*

D. Tubercles simple, single haired. *Cossidae*, *Pyralidina*, *Tortricina*, *Tineina* (in part), *Lacosomidae*, *Sesiidae.*

DD. Tubercles absent, as well as legs. *Tineina* in part.

DDD. Tubercles modified, many haired.

E. All present but tubercle I. *Pterophoridae.*

EE. Subventral tubercles also reduced, only three left. *Pyromorphidae*, *Megalopygidae.*

EEE. Substigmatal tubercles absent, only two left. *Eucleidae.*

CC. Tubercles IV and V remote (sometimes IV disappeared and then essentially the same arrangement as in *EEE.*) *Specialized Frenatae.*

F. Tubercles all present or with a slight tendency to unequal reduction, setiferous or equally reduced.

G. Simple with a single seta: *Noctuidae* (in part). *Agaristidae*, *Notodontidae*, *Geometridae*, *Drepanidae*, *Lithosidae* (in part).

GG. Tubercles with many hairs.

H. Without any development of hairs from the skin. *Noctuidae* (in part), *Pericopidae*, *Arctiidae*, *Euchoniidae*, *Zygaenidae*, *Lymantridae.*

HH. Tubercles greatly reduced, abundant hair from the skin. *Lasiocampidae.*

FF. Tubercles with marked unequal reduction or greatly modified or absent.

I. Tubercles still wartlike, hairy. (The young larvae of many *Papilionidae* will also come in here).

H. Tubercles greatly modified or absent.

J. Tubercle I normal (when present).

K. Tubercles produced into naked fleshy horns or represented by coloured spots. *Papilionidae*, *Nymphalidae* (in part).

KK. No trace of tubercles. *Nymphalidae* (in part), *Pieridae*, *Hesperidae*.

JJ. Tubercle *I* consolidated with its fellow on the dorsum.

L. No unpaired dorsal tubercle anterior to abdominal segment 8.

M. Tubercles largely present. *Saturnia.*

MM. Only the dorsal tubercle on segment 8. *Sphingidae.*

LL. A line of unpaired dorsal tubercles throughout the length of the abdomen, anterior to segment 8, or largely so. *Nymphalidae* (in part).

What strikes us in the first place in this list is that several families belong partly to one group, partly to quite a different one. This might indeed be expected in an artificial system like this. In the second place we see that the determinations of many families with the aid of this table will prove to be difficult e.g. the *Pieridae*, which are densely covered with setae, and which, though their primitive pattern remains visible for a long time, are said by Dyar to present: „no trace of tubercles".

The artificiality of such a classification is evident.

I think that Dyar in this case was under the influence of Comstock's suggestive paper (1893), and that he exerted himself to find a characteristic in the caterpillars, which allowed him to apply Comstock's division of Lepidoptera into *Jugatae* and *Frenatae* to the larvae also.

My third and main objection is that except in group *I* no attention has been paid to the ontogenesis. Where the setal pattern undergoes rather important modifications during the larval stage and some members of the family remain on a lower scale of

development (as a classical example I cite the *Sphingid* with a complete setal pattern, mentioned by WEISMANN), there it is absolutely certain that a classification like this must prove to be inefficient as soon as a great number of different forms of one family are compared with each other. FRACKER who in 1915 once more tried to compose an analytical list for the determination of caterpillars, has been obliged to use other characteristics, such as the rows of crochets on the abdominal legs. At the same time FRACKER very logically begins with the most generalized families and gradually passes to the most specialized ones (l. c. p. 49—59). FRACKER's main classification is no longer based on the setae but on other characteristics. He introduces a completely new nomenclature, against which I intend to raise my objections in a following chapter. It is a great pity that, where he apparently had extensive material at his disposal, he paid so little attention to the ontogenetic changes of the setal pattern. During the discussion of the different families I shall have to point out some mistakes in FRACKER's work (see e. g. *Pieridae*, *Bombyx mori*, *Porthesia chrysorrhoea* etc.).

TSOU who worked at about the same time as FRACKER, published a method in 1914 for determining the length and the breadth of a seta on the segment. He examined almost exclusively a fullgrown *Cossus cossus*, *Hepialus humuli* and *Jaspedia celsia*. He chooses the prothorax as point of issue for his deductions, on the not quite scientific ground that it is the first segment of the body. (l. c. p. 228). He also groups the setae in a peculiar way of which he himself admits that it is more or less artificial. I cannot but agree with him in this qualification. As I do not agree with his method of comparing fullgrown caterpillars of different families with each other without attending to the first instars at all, nor with his taking the prothorax as the starting-point, nor with his uniting the setae to arbitrary groups, I think that here it is sufficient simply to mention his work.

O. HOFMANN in 1898 devoted a study to the caterpillars of the *Pterophoridae*. DYAR had brought forward the great systematic

value of the setal pattern, but O. Hoffmann came to the conclusion that in a perfectly natural family like the above, the primitive pattern showed great divergences. In discussing the family I shall return to this. A general importance is granted to this study by A. Spuler (1910), who writes on p. VII of the fourth volume of his well-known book on butterflies and caterpillars, that the setal pattern is evidently not of such great value as Dyar believes.

J. Th. Oudemans on p. 384 of his excellent work on the Dutch Insects (1897—1900) remarks, in general terms, on the hairs as they usually occur on most caterpillars.

He does not touch on their systematic value.

Ambrose Quail's notes on *Cossdiae* 1904b, [he uses these animals i. a. to determine the number of the abdominal segments (10),] are followed by some general remarks. He divides the caterpillars into three groups. l. c. p. 269.

I. single seta-tubercles in all stages. *Hepialidae*, *Cossidae*, *Noctuae*, *Geometrae*.

II. single seta-tubercles only in first stage: *Pieridae*, *Sphingidae*, *Nymphalidae, Arctiidae.*

III. More rarely in first larval stage some tubercles with more than one seta. *Liparidae* etc.

After his attention had been drawn to it by Mr. A. Bacot (footnote p. 95) he says in his second treatise l. c. p. 270:

„I submit the homologue of II *B* of the thorax is a minute anterior supraspiracular tubercle of the abdomen called by me III *B*, that Dyar's III of the thorax = a sub-spiracular tubercle of the abdomen and so on." I shall refer to this in chapter IV.

Forbes in 1910 and 1911 also gave attention to the problems I have just discussed. I regret not having been able to obtain these papers. In the chapter on nomenclature I have discussed what information I got about them from the quotations of other writers.

It is peculiar that though Dyar as early as 1894 homologized setae and tubercula with the pigmental spots, it was not before

1912 that J. F. VAN BEMMELEN succeeded in proving this suggestion. This writer found that the pattern of the caterpillars of *Pieris brassicae* might be retraced in the design of the pupae. He then could recognize the same pattern on pupae of several other *Pieridae* and also of *Papilionidae* and *Nymphalidae* and even succeeded in discovering it on the bodies of the imagines.

In a following chapter (VII) containing the discussion of the pupal pattern, I shall return to this important question.

It is perhaps due to the influence of WEISMANN and EIMER, who considered the linear-pattern as the original one, that insufficient attention is paid to theories which regard the spotted pattern as the most primitive.

It is certain that SCHRÖDER (1894) in his study of the *Geometridae* has been too much influenced by this preconceived idea. This investigator has paid still less attention than WEISMANN to the setae bearing tubercles and consequently has quite overlooked the pigment accumulation at the base of the setae. For the discussion of the origin of the linear pattern and the primitive character of the spotted pattern I refer to chapter IX.

J. C. H. DE MEYERE in his recent paper (1916) arrives at conclusions which are in general the same as mine. In chapter VI and VII I shall return to his paper.

CHAPTER III.

ON THE STRUCTURE OF THE THORACIC SEGMENTS.

In several respects the construction of the thorax differs from that of the abdomen, a difference which very early attracted the attention of entomologists. Before discussing my nomenclature, I prefer to investigate, which segments are the most primitive ones, in other respects than the covering with setae. There are reasons for supposing that segments of primitive construction in other respects, will also display this original character in their setal pattern. I cannot avoid mentioning many facts which

are generally known. As however the investigators, who have written on the setal pattern, have not paid any attention to these familiar facts, I think it may be useful to recall them to memory and point out their connection with the arrangement of the setae.

The first who, I think, remarked the wing-rudiment in caterpillars, was JAN SWAMMERDAM, who described it in Biblia Naturae II, p. 615 and in 1668 showed it to the Duke of Toscane, to Thevenot and to Magalloti. He described it under the title of: „Animal in animali or the butterfly hidden within the caterpillar."

The same thing is found in Historia generalis p. 202 as: „Insectum in Insecto seu Papilio in Eruca". In both cases *Pieris brassicae* was the object of the investigation. The next investigator who mentioned the wing-rudiment was P. LIJONET who in 1760 wrote his famous „Traité anatomique" and on p. 592 says: „The isolated figure towards the bottom of the middle of Pl. XI is a mass of white satin-like stuff, placed in fat without sticking to it and which is attached in B to the inner membrane of the skin.

There are four such lumps within the caterpillar (*Cossus*), they are found on either side of the 2nd and 3rd rings. They might be the origin of the wings of the moth". And on p. 449: „It is attached to the skin in the deep fold which it makes".

With his well-known accuracy LIJONET draws many more muscles in the thorax than in the abdomen and many of them are not connected with the thoracic feet. — I think therefore, that other differences besides these legs have been established between the thorax and the abdomen, so that HENNEGUY's contention (1904, p. 442), that in legless larvae all the segments have exactly the same constitution, can only refer to external features.

The presence of the wing-rudiment combined with the absence of the stigmata has induced many students to consider the wings to be modified tracheae.

But a good many investigators who later on have examined the development of the wing, have come to the conclusion that the first change does not start from a trachea but from the skin.

As the principal studies on this subject I may mention those of LANDOIS 1871, GANIN 1876, PANCRITIUS 1884, DEWITZ 1887, VAN BEMMELEN 1889, BUGNION 1892, GONIN 1894, MAYER 1896, MERCER 1900, BAUER 1904, v. VOSS 1912.

GONIN's work especially is often cited. He examined in the first place *Pieris brassicae* and says (1894) of the origin of the so-called *disque imaginal* that it is better to use the term *repli imaginal.*

I wish to point out the concurrence between him and LIJONET. „The repli imaginal originates from evagination of the hypodermis, preliminarily invaginated. The part which the tracheae and the nerves play in this formation is a secondary one. The tracheae are neither the cause of the duplication nor of the extension of the walls of the wing. The rudiments of the wings are developed from the first larval age but do not participate in the larval moults, their surface does not produce a cuticle till towards the end of the last stage".

MERCER who I think, has been one of the latest investigators of these organs, has found in Pieris also that the rudiments of the wing grow.

In a few words his results may be summarized as: instar *I*, over against a trachea a thickening of the hypodermis is found, in the middle of which lies a cavity, and round the trachea some detached cells (= lymphocytes?). Instar *II*, a chitinous plug penetrates into the cavity; Instar *III*, the wingbud arrives in the body cavity, but remains connected with the hypodermis by the „peripodal membrane" (v. REES). The trachea becomes larger and grows into the two layers of the hypodermis. Instar *IV*, the tracheoli enclosed in the wing-bud reach the edge. Instar *V*, the tracheoli grow further, the „wing-rudiment" reaches the leg and becomes folded. Pupa, the larval tracheoli disappear and are replaced by a quite different pupal system.

BAUER (1904) adds to this that the form of the wing-folds is only governed by mechanical forces. If the thick larval cuticle is an obstacle, the fold becomes invaginated, but directly evagi-

nates and becomes an elevation as soon as this obstacle is removed. This explains the so-called „vorzeitige Entwicklung" (premature development).

Consequently in the beginning the wing-rudiment is not connected with the tracheae and in instar *1* the rudiment of the wing is only a minute thickening of the hypodermis. This knowledge will be of much use to us in discussing the so-called rudimentary stigmata on the mesothorax and metathorax.

The way in which the thorax is provided with stigmata is a second point which I wish to discuss. There are many different opinions on this subject.

In his description, which for the rest is exceedingly accurate, of *Cossus* (Traité de la chenille, 1760) LIJONET does not mention the rudimentary thoracic stigmata. The remaining stigmata he points out very accurately and also their connection with the „bronchi" as he calls the tracheae. It is peculiar that he does not fully believe in their respiratory function in consequence of the experiments mentioned by him on p. 78.

A. C. OUDEMANS observed (1886, p. 19) that the Myriapodae and Hexapodae always bear the stigmata within the limits of the segment itself, but he admits that in adults they can be shifted either to the front part of the segment or to its back part and in so doing may even get into the intersegmental membrane.

In direct opposition to this stands HENNEGUY's contention (1904) that the stigmata generally occur intersegmentally, but that later on this position may be altered. He ascribes this to the complimentary segments which KOLBE discovered. This writer says that in the beginning no stigmata occur on the head and the prothorax (l. c. p. 20). With this the models of *Hydrophilus piceus* L. (manufactured in the studio of ZIEGLER according to K. HEIDER's treatise, 1889) are in perfect harmony. Here it is clearly visible that the first stigma appears on the mesothorax (Stage 9, model 9).

For a student, who has not yet undertaken any special investigations in this direction, it is exceedingly difficult to find out the truth. A priori one would be inclined to think that both

opinions can be true for different objects. In the literature I found some papers which specially treat this question. It is a pity that the last-mentioned writer KÜMMETH, apparently was not acquainted with BOAS' paper.

BOAS devotes p. 390 of his article (1899) to the question of the thoracic stigmata. Relying on his examinations of *Cossus ligniperda* and *Ergates faber* (a Cervicornid) he says that there are two thoracal stigmata. The first is shifted to the prothorax, the second forms a closed, rudimentary stigma in the intersegmental membrane between the mesothorax and the metathorax. This rudimentary stigma is situated lower than the ordinary ones. The so-called rudimentary stigmata, lying in the stigmal line, are in reality the origins of wings. In the imago the closed larval stigma becomes open.

TOWER (1906) found in *Leptinotarsa* „that the wing in development starts from a minute invagination of cells in the region of the wing spots, which is an area, as shown by VERSON, myself and others, homologous to the spiracular centre of other segments (l. c. p. 163)."

G. C. CRAMPTON (1914) does not enter into this question. He is unwilling to accept the assumption of subsegments in the thorax, since he is convinced that all theories about the compound-segment are unfounded (p. 56).

JANET (1909) gives a very interesting list of the origin of the different segments and subsegments.

From this I only quote: (see also Chapter IV, p. 27).

Ordre ontogenique.	Ordre anatomique.		
13	10	prothorax	spir. prothorac. des Diptera.
15	11	mésothorax	spir. mesothoracique.
14	12	métathorax	spir. metathoracique.

We therefore see that BOAS and JANET agree with HENNEGUY in the supposition that the prothorax has no stigma of its own and that a shifting of the stigma in an oral direction has taken place when a prothoracal stigma occurs.

Kümmeth again went into this question thoroughly in 1914 and has added very accurate figures to his text (Pl. V, fig. 1—25). He has examined various orders of insects, but unfortunately, mostly as imagines. His principal results are:

The thoracic shield is formed by three thoracic segments and one abdominal segment, which, however, retains an abdominal structure. These four rings bear three pairs of stigmata, one abdominal pair as usual situated in the praesegmental zone (sometimes more dorsal: Pulicidae, sometimes more ventral: Rhynchotae) and two thoracic pairs, situated postsegmentally or intersegmentally. The first pair always breaks through the connective membrane between the prothorax and mesothorax, sometimes more prothoracally (Coleoptera, Rhynchota, Hymenoptera), sometimes more or less in the intersegmental connective membrane (Plecoptera, Lepidoptera). In Odonata, Neuroptera and Panorpata it is forced by the strong reduction of the prothorax against the praesegmental edge of the mesothorax. It is able to move considerably in the dorso-ventral direction.

The second pair of thoracic stigmata is found between the mesothorax and metathorax, mostly on a line with the first pair. In Hymenoptera and Lepidoptera it is situated directly under the root of the back-wing. This is confirmed by the larvae.

Zander found in 1910 that the first pair belongs to the postsegmental zone of the prothorax, the second pair to the intersegmental membrane of the mesothorax and metathorax. An exception is formed by *Dytiscus* and *Ergates*, where the first pair is situated in the praesegmental part of the 2nd segment.

There is not the least indication that formerly there were three thoracic pairs of stigmata, and that in one group one of these became obliterated, in another group another. The only thing which is certain, is that the functionizing stigmata of different insects belong to different segments. The second stigma mostly lies a little ventrad.

Without making any claim to finality in this important question, I think it may be accepted as quite certain:

1st that *Ergates*, as examined by Boas, cannot be considered as showing the general rule.

2nd that the prothoracic stigma of recent insects originally belongs to the intersegmental membrane or to the praesegmental zone of the mesothorax and that it can be shifted unto the prothorax.

3rd that the second thoracic stigma was originally situated in the intersegmental membrane between the mesothorax and metathorax, and that commonly it lies more ventrally than the other stigmata.

4th that the abdominal segments (1—8) possess a praesegmental stigma.

Janet (1909) mentions a 9th abdominal stigma for *Lepisma*, Brauer (1851) for *Panorpa* a stigma on all the 13 segments, except on the mesothorax and metathorax.

Accepting the probability, that the homoiomery, which shows itself so strongly in Insects, originally also ruled the tracheal system, the conclusion logically follows, that in the beginning the stigmata on the thorax were also situated praesegmentally. But then we must also assume that the second pair of thoracic stigmata in reality belongs to the metathorax and the prothoracic stigma to the mesothorax. From this follows a shifting of the stigmata in the direction of the head sometimes over a considerable distance. Through this shifting the metathoracic stigma is pressed a little towards the ventral side, whilst the first thoracic stigma may at the same time turn to the dorsal side.

If this hypothesis is correct, then the whole thorax has been modified and therefore cannot have preserved a primitive structure. This assertion is supported by the different arrangement of the muscles, already described by Lijonet. Von Voss also has pointed out the secondary structure of the thorax in his papers 1911, 1912, 1913. If therefore the primitive structure of a segment is the object of our research, we must study the abdominal instead of the thoracic segments. Herein lies a strong argument against Fracker and Tsou, who take the prothorax as a starting point.

CHAPTER IV.

ON THE NUMBER OF THE SEGMENTS AND ON THE ABDOMINAL LEGS.

According to KOWALEWSKY's observations on the development of *Smerinthus populi* (1871) the abdomen of insects originates from 10 somites, all of which possess a tendency to form abdominal legs. (p. 53, Pl. XII fig. 8 and 10). He was followed by TICHOMIROFF (1879) who counted 11 abdominal somites in *Bombyx mori*, likewise provided with pedes spurii, except the first. These abdominal legs also occur in other orders of insects. RATHKE showed them in 1846 for *Melolontha*, HEIDER (1889) for *Hydrophilus*. The first abdominal legs are remarkably large (ZIEGLER's Model). WHEELER observed in 1893 also 11 abdominal somites in *Xiphidium ensiferum*.

JANET in 1909 comes to a total of 27 metameres of which 9 pass into the head and 3 into the thorax, the other 15 form the abdomen. The three posterior ones which appear immediately after the first three head-metameres constitute the proctenteron. The metameres appear in triads, the first and last member of each triad always showing themselves before the middle one. The last triad is formed after the first, the others are regularly developed from the oral to the caudal side. JANET also distinguishes 12 abdominal ganglions and 3 proctentrical ones in accordance with the 15 metameres.

When W. MÜLLER occupied himself in 1886 with the setal pattern, he clearly saw that the 12th segment (= the 9th abdominal) consisted of two parts which were separated by a furrow (l. c. p. 106—107). The first part develops into a nearly complete normal segment, the second part, though in fact also a special segment, is called in his description 12a. As he adds „according to tradition and owing to the circumstance that the value of 12a as an independent ring can only be proved during the first stage".

As we are obliged to agree with HENNEGUY's contention

(1904, l. c. p. 423): „The moment of the hatching does not correspond to an exact point of the embryonic evolution. This moment is of a purely physical nature and depends on the smaller or larger quantity of nutritive reserves contained within the egg", we may expect that in other families segment 12a will remain independent till after the first instar. The more so as in 1896 CHAPMAN was able to show so great a difference between the eggs of Lepidoptera.

Therefore we need not be surprised if some writers are convinced that there are more than ten abdominal segments, and others that there are only ten or less.

For my part I think that it entirely depends on the specimens examined.

POULTON (1890) says that „behind the 7th abdominal segment most writers only detect a somewhat confused mass of segments, but a careful comparison with the pupa proves that it is certainly made up of three segments." He arrived at this conclusion through the homologizing of the setae and through JACKSON's investigations (in 1890) on the pupae, which harmonized with the older (1875) observations of that writer on the so-called cremaster of the pupae, proving it to be the same as the anal-flap of the caterpillars. POULTON's conclusion is l. c. p. 195: „In the pupa, this ninth abdominal segment, although small, is as distinct as any of the others. The part behind this segment in the larva forms a tenth abdominal segment. This segment is separated into a dorsal portion (X^1) of which the posterior and lower part form the anal-flap and a ventral portion (X), of which the anal claspers form the posterior and lower part, between the latter is the anus". On p. 196 he says that for a long time he has considered that X consisted of two segments.

SPULER (1910) also believes he can discern a 14th segment. fig. 4, p. XXVII. The last three segments he takes together as the anal segments. They often bear an „After-klappe". „That the last part should be looked upon as the dorsal part of a 14th ring, consequently of the 11th abdominal segment, is proved by the

warts, but we cannot make out by the aid of the warts whether the lobes at the back of the XIIIth segment which are separated by an incision, are to be considered as remnants of the ventral part of a XIVth segment, because the regular succession of the legless rings on the ventral side has been interrupted by the back feet."

SHARP (1901) however says on II p. 323: "The caterpillar is composed of a head and thirteen divisions or segments of the body, the first three of the latter are called thoracic, the other ten abdominal segments, in most caterpillars the terminal two or three abdominal segments are more or less run together, and the ninth may be very small, so that the true number is indistinct." Thus he leaves this highly important question of the number of primary segments unsolved.

J. TH. OUDEMANS thinks (1897—1900, p. 63) that the number of the abdominal segments is ten and that those who take it to be eleven are wrong.

FRACKER (1915) says of a full-grown *Hepialus* (p. 29): "We may consequently conclude that the setae give no evidence for considering the anal segment to be composed of more than one metamere either in its dorsal or ventral portions. Those who have asserted that the setae show that this segment consists of more than one somite, have not studied the data carefully on which their opinions were based."

Against this we may say that FRACKER does not speak of the arrangement on the newly hatched larva and that as early as 1886 MÜLLER observed that the first instar only showed this last segment distinctly, whilst at the same time we may contend that features, holding good for a certain form, may prove to be fallacious for another.

HANDLIRSCH (1903) on the basis of morphological, embryological and especially palaeontological investigations, came to the conclusion that insects, except the Collembola, possess eleven abdominal segments and a telson. In all the primitive insects this 11th segment ends in two cerci.

Neither do writers agree on the primary number of abdominal

legs (pedes spurii). Some of them, in imitation of KOWALEWSKY (1871) and TICHOMIROFF (1879) seek to provide all the abdominal segments with them. This conception is supported by embryology and comparative morphology. On the other hand DEEGENER (1909, p. 3) considers these pedes spurii to be „secondary, adaptive, provisorial organs". With a view to this controversy it is worth while to point out how, as early as 1886, MÜLLER called attention to the primary seta N°. 6, which occurs on the legless segments, but which is absent on the segments 6, 7, 8 and 9 (= abdominal 3, 4, 5 and 6).

FRACKER who has a different conception of these setae, does not go into this question at all. We see therefore that there are many different opinions on the number of the abdominal segments and on the question whether the abdominal legs are primitive or not. I think that I have adduced some proofs in Chapter VI of the presence of more than ten abdominal segments, and I believe that the regular presence of the seta pedalis also on those segments which bear no legs, should be taken as a proof that originally all the abdominal segments were provided with legs. This conception is also supported by embryology.

CHAPTER V.

NOMENCLATURE AND PRIMITIVE PATTERN.

With a view to making the descriptions as clear as possible it is desirable to introduce a well defined nomenclature. WEISMANN (in 1876) made a first attempt, but as I pointed out in chapter II, he considered the setae of no importance and only gave names to the stripes.

SCHRÖDER also confined himself to these in his study on the *Geometridae* (1894). He found the same stripes as WEISMANN on the *Sphingidae* but in larger number. For the intermediate stripes, he introduced particular names which, however, can be brought back to WEISMANN's nomenclature.

W. Müller (in 1886) gave a very useful termininology which also stands in connection with that of Weismann. He distinguishes the following „primary bristles" (see Pl. X, fig. 1, 2, 3. after W. Müller).

On an abdominal segment.

1. on the back, next to the dorsal line.
2. a little ventrad and caudad of 1.
3. above the stigma.
4. behind the stigma.
5. under the stigma.
6. where we would expect the leg on the legless segments.

On the thorax:

1, 5, 6 as on the abdomen; 3 and 4 blended into one, 2 is wanting.

The spines have names and are called after the stripes along their base. The dorsal line can be single or double. He distinguishes:

Dorsalia (D. s.) viz. *D. s. ant.* if they are situated in front of, and *D. s. post.*, if they are lying behind the connecting line between the right and left subdorsal.

Subdorsalia (S. d. s.) the spines which are situated half way between the dorsalia and the stigma.

Suprastigmalia (Sst.) and *Infrastigmalia (Ifst.)* are determined by the situation of the stigma.

Pedalia under the infrastigmalia.

Though Müller makes a distinction between the spines of the *Saturnidae* which arise from the primary setae and those of the *Nymphalidae* which do not come from those setae, he thinks (l. c. p. 246) that the names given in the first case may be kept.

Scudder (1889) did not give names to the setae but only to the stripes (see chapter II).

Independently of Müller, Dyar proposed a new nomenclature in 1894, in which he purposely neglected the first instar, as it is „a generalized condition of tubercles and setae", and it is not at all certain „that the character of presence or absence of this generalized first stage has any special phylogenetic significance" (l. c. p. 196).

He distinguishes two types: 1⁰. *Hepialus*. „This type consists (abdom. segm.) of five tubercles above the spiracle on each side, three in a transverse row about the middle of the segment and two behind, below the spiracle are two oblique rows, containing respectively two and four tubercles (l.c. fig. 2 p. 197. See Pl. X, fig. 4). 2⁰. The second type contains two dissimilar lines of modification of the first type. The fundamental arrangement is as follows: On each side above the spiracle three tubercles, below or behind the spiracle and above the base of the leg three more, on the base of the leg three (or four) on the outside and one on the inside near the midventral line. I propose to designate thus, counting from the dorsal line down the side: Tubercles I, II, III above the spiracle, IV, V, VI below it, the group of three on the outside of the leg as VII and the single one on the inside of the leg as VIII. VII and VIII are also present on the legless abdominal segments in the corresponding position" (l. c. p. 196—197, fig. 5, p. 198. See Pl. X, fig. 5).

In the *Psychidae* the three tubercles are retained on the middle annulet, while both are lost on the posterior one (l. c. p. 198, fig. 3). See Pl. X, fig. 6.

Other deviations also occur so that he separates the *Psychidae* from all the rest of the *Frenatae*.

The thoracic segments differ a great deal, the *I*a + b and *II*a + b occurring there, are not homologous with the abdominal *I* and *II* but they are simply called thus, because there often occur two tubercles, one above the other, each bearing two setae.

In 1901 Dyar came to different conclusions, especially through O. Hofmann's criticism. He accepted Hofmann's opinion about the homology of the thoracic setae.

O. Hofmann (1898) found that in the *Pterophoridae* the prothorax deviates strongly from the rest. During instar *I* the mesothorax and the metathorax bear six setae and so does the abdomen. They are homologous but not in the way Dyar thought. A better homology runs thus:

DYAR	Ia,	Ib,	IIa,	IIb,	III,	IV,	V,	and VI.
O. HOFMANN	I,	II,	III,	IV,		V,		and VI.

HOFMANN considers the setae called by DYAR III and V to be secondary or subprimary ones.

The setae I—IV are usually arranged more or less in a straight line. On Pl. X, fig. 8 I have indicated the place of the secondary setae by an *, in O. HOFMANN's figure of *Taeniocampa gothica* L. (l. c. fig. 2, p. 129).

From a comparison of fig. 7 and 8 we see what a confusion of numbers has been produced here.

In BEUTENMULLER's monograph on the *Sesiidae* (1900), DYAR described the caterpillars and here still used his old system. In the many descriptions, given by DYAR, attention must always be paid to the year of publication. In 1901 he proposed to call III and V on the thorax, which HOFMANN considered to be secondary setae, V*a* and V*b* (these notations I have also used in fig. 8), whereby at the same time VI of the abdomen became V*b* and VII became VI.

QUAIL (1900) usually speaks of DYAR's setae I and II as *trapezoidal tubercles*, in the same way as HOFMANN had done before. For the rest he uses names for the setae: supraspiracular, subspiracular, basal setae. For his description of the *Hepialidae* see chapter VI. In 1904 he laid stress on the study of the first larval stage. In that year QUAIL described the first instar of *Cossus cossus* and compared it with *Zeuzera pyrina*. Mr. A. BACOT pointed out to him „a minute free spiracular point of very general occurrence on the abdominal segments of lepidopterous larvae" (l. c. p. 95). QUAIL believes this point to be III B and he sees here already „that the elimination of spiracles probably is the chief cause of the altered positions of the tubercles on thoracic segments". In a second article of the same year (1904*b*) QUAIL comes to the conclusion, that II B (of DYAR) on the thorax is not similar to IV on the abdomen, as DYAR and HOFMANN take it to be, but that „the homologue of II B of the thorax is a minute anterior supraspiracular tubercle of the abdomen called by me

III B, that DYAR's III of the thorax is the homologue of a subspiracular tubercle of the abdomen and so on".

His terminology is best understood from the fig. 9 and 10, which are drawn after QUAIL's fig. 1, 2, 3, 4, Pl. IX 1904*b*.

We see that the confusion between the different writers becomes worse.

FORBES (1910) wrote a study which unfortunately I was not able to read. According to FRACKER (1915 p. 14), „he did not cover the subject of the homotypy of the setae. The few figures he labels, include errors for which he was not responsible, as he had not given the subject consideration" and (p. 35) „most of these associations would be very difficult to explain and they are wholly unnecessary. The mistakes (confusion of primary and subprimary setae) are due, not to errors in observation but to a failure to take the primitive first stage into account." In the table on p. 40 FRACKER says that the setae are named by FORBES in about the same way as I have done in fig. 11 and 12 of my Pl. X in accordance with his indications. It should be observed that the labelling of the Jugatae slightly differs in the numbers 4—6 viz:

Frenatae	absent	IV	V	VI
Jugatae	IV	V	VI	absent
according to FRACKER	ϑ	$\varkappa$	η	μ

By his studies of the pattern of the pupa and imago, J. F. VAN BEMMELEN (1889, 1912, 1913, 1914, 1915, 1916) was led to an examination of the pigment spots of the caterpillars. In 1912 l. c. p. 115 he gives a synopsis of the spots on *Pieris brassicae*, larva pupa, and imago and of the pupa of *Aporia crataegi*. Following WEISMANN and W. MÜLLER he calls the spots after the rows in which they lie. He distinguishes: the dorsal, dorsolateral, epistigmal, stigmal, hypostigmal, ventrolateral and ventral rows. The first and the last are median, the others are paired. The number of spots in each row is either one, two or three, a group may replace one single spot. By the blending of the spots occurring on consecutive segments, stripes are brought about. See Pl. X, fig. 13.

As „stigma" originally is a greek word, much is to be said in favour of using the prepositions epi- and hypo-, instead of supra-, sub- or infra-. In connection however with the other terms and with the existing names used by Weismann and Müller, I think that the words suprastigmal and infrastigmal might be retained. For the connection found by van Bemmelen between the pattern of the pupa and that of the larva see chapter I and VII.

Tsou (1914) has a very peculiar way of indicating the setae. His groups are: A = anterior, D = dorsal, S = subdorsal, C = circumstigmatal, L = lateroventral, P = pseudopodal, M = midventral. Each individual seta of a group is numbered as D_1, P_4 etc. The setae belonging to the above groups are regarded as primary setae.

In chapter II, I have already expressed my objections to his method. For the sake of completeness I have copied on Pl. X, fig. 14 Tsou's figures of *Hepialus humuli*, the metathorax and the first abdominal segment (l. c. Pl. X, fig. 1 *c. d.*).

Fracker (1915) has examined the setae of the caterpillars on a large scale. As appears from the synopsis given, the confusion in the numbering of the setae had become very serious. Fracker has therefore rightly felt that he could not once more propose a new indication with the use of numbers. He began to pay attention to a certain segment and tried to find out in how far the same setae ocurred on the same segment of the members of other families of the suborder. This he calls homology. In the second place he tried to compare the different segments of one caterpillar with each other and this he calls homotypy.

The use of this term might give rise to confusion.

In the widely spread "Lehrbuch der Zoologie von Claus-Grobben" 2nd edition (1910, on p. 12) is given:

Homologous: = morphologically equivalent.

Homodynamous = homologous organs, which repeat themselves in the longitudinal axis of the animal (e. g. vertebrae, pairs of legs of the Arthropoda etc.).

Homotypical = homologous organs which form the reflected images of each other, hence antimers; e. g. the right and left hands and the rays of a star-fish.

FRACKER therefore considers as homotypical what CLAUS-GROBBEN calls homodynamous. He arrives at the following definition l. c. p. 15: „Two organs on different segments of the same animal are homotypic, regardless of their positions at the present time, when they have developed from homotypic organs of a generalized ancestor. In a generalized type two similar organs on different segments are homotypes, when they bear the same relations to the other organs of their respective segments".

On the whole I agree with this definition, but I wish to point out the hypothetic element which is hidden in it. It will often be difficult to tell how a certain seta is placed in a generalized ancestral type, so that in most cases it will be better to trust the second part of the definition rather than the first. Here we meet with a great number of difficulties, which FRACKER places under three headings:

1. Absence of intermediate stages between radically different conditions.

2. The lack of developmental series.

3. Apparently a lepidopterous larva has three or more entirely distinct types of arrangement of the setae (prothoracic, thoracic, abdominal, anal).

FRACKER obviates these difficulties in the following manner, l. c. p. 17: "The setae of the prothorax, metathorax and abdomen of the generalized members of both sub-orders of Lepidoptera were plotted, one segment over the other, as if all were on the same segment. The number was about fifteen (fig. 1) and they were in approximately the same position as on the prothorax of the most generalized forms of the order." (in casu *Hepialus mustelinus*). These primary setae FRACKER indicates by the characters of the Greek alphabet, p. 23, because:

1. A special letter can be introduced for a subprimary seta in a limited group without disarranging the system.

2. The alphabetical order is not so fixed in the mind as to prejudice one in regard to homology.

He distinguishes:

Primary setae on the newly hatched larvae.

Subprimary, appearing after one moult, but fairly constant ($\varkappa$, ϑ).

Secondary, no constant position but scattered, very rare in the first instar.

Pl. X fig. 15 shows FRACKER's indication best.

The above-mentioned writer thinks it justifiable to conclude from the setae on the prothorax of the *Tortricidae* (l. c. fig. 39), *Aegeriidae* and *Yponomeutidae* (l. c. fig. 35), that ε remains in its place and ρ moves forward towards it, whilst in the Macrolepidoptera the opposite movement is to be noted. In the latter ε has migrated back to ρ on the fullgrown larva, whilst they are far away from each other on the newly hatched larva (l. c. p. 34).

He therefore thinks that, for instance, in instar *I* the first seta over the stigma of *Feltia glandaria*, is not γ or ε but ρ (see Pl. X, fig. 17).

On the mesothorax and the metathorax also he arrives at conclusions, which differ from those of former writers.

These differences have been expressed in his figures, which are kept very diagrammatic. Seta ρ as well as seta β is always turned caudally, whilst $\varkappa$ and ε point in an oral direction. These figures already suggest the hypothesis proposed by FRACKER. For the formation of an unprejudiced opinion it is therefore preferable to pay exclusive attention to the points of implantation of the setae on the skin.

I also wish to draw attention to Pl. X, fig. 16 which agrees with FRACKER's Pl. V fig. 36, the mesothorax of *Attera aurea* (*Yponomeutidae*).

FRACKER sometimes unites the setae into several groups:

$B = \varkappa + \beta$. $K = \vartheta + \varkappa + \eta$. $P = \varepsilon + \rho$.

$\Pi = \nu + \pi$ (on thorax), $\nu + \pi + \tau$ (on abdomen).

$T = \tau + \Phi + \omega$.

Before proceeding to the nomenclatures I should like to

propose and which I have used in the following descriptions, I have to subject to criticism the systems which have been so far used.

Concerning the indication of the setae by means of cyphers, as used by W. MÜLLER (1886), DYAR (1894 and 1901), QUAIL (1904 and 1904 *b*), FORBES (1911), these writers have made so many changes, that it would be a hopeless task to try to improve it.

FRACKER has grouped together the opinions of the different investigators into a table (l. c. p. 40). For a single slight modification I wish to quote a striking case from it. QUAIL indicates the large seta over the stigma with III or III A and the small one in front of it with III B, and not as FRACKER does: with III and III A respectively. If we look at the seta over the stigma on the abdomen, we see that it has been named in the following ways:

Mesothorax and Metathorax (Frenatae).

MÜLLER 1886,	DYAR 1895,	HOFMANN 1898,	DYAR 1901,	QUAIL 1904,	FORBES 1910.
4.	II b.	IV.	IV.	III.	II B.

Abdomen.

MÜLLER 1886,	DYAR 1895,	HOFMANN 1898,	DYAR 1901,	QUAIL 1904,	FORBES 1910.
3.	III.	III.	III.	III A.	III.

So, whilst on the abdomen at least all the writers have given the same cypher to this seta, FRACKER considers it to be ρ, to which in *Hepialus* the others certainly would not have given this index, as ρ belongs to the caudal row, and the abdominal seta III has been placed by the majority of writers in the oral row. Anyone can find other examples from the figures placed side by side on Pl. X.

TSOU's system I have already discussed. Of the systems in which no names are used, that of FRACKER is the most important, and against this system I have serious objections.

In the first place FRACKER's method of concentrating all the setae occurring on the several segments of different larvae into one segment and of declaring this hypothetical segment to be the original form, is wrong.

For it is probable that a certain organ of a given original

form gets specialized in very different directions and in so doing gives rise to numerous new forms, one group acquiring this, another group that improvement.

In a case like this, that organ is the most primitive which does not show any new modifications, hence has preserved the characteristics which they have all in common in the pure forms, but certainly not such an organ, as we might artificially compose by summarizing all the new formations.

It is my opinion that this way of looking at the question can be justified equally well, and that it is certainly oftener used in comparative anatomy than the method of FRACKER, of which he asserts that it is the ordinary one in problems of this kind (l. c. p. 17).

FRACKER tries to give a solid basis to this summarizing hypothesis by the description of the prothorax of *Hepialus lupulinus*. In the first place the drawing on which this description has been founded is not FRACKER's but DYAR's work. And though I have a great respect for the exactness with which this writer generally works, it still remains exceedingly dangerous to take another man's drawing like this, as the chief basis of a hypothesis which upsets all former ideas. This, however, is not the greatest objection which I have to FRACKER's opinions. The point I am going to treat now is of a more general nature.

I think that it is not quite scientific to raise one segment, picked out at random in an arbitrarily chosen family, to the rank of the most generalized type. Such a procedure could only be justified by adducing a number of facts to prove that all or at least nearly all the members of the family possess the same foundation. This is not at all the case here and QUAIL's descriptions of the *Hepialidae* (1900) might have taught FRACKER (1915) as much. Though the family of the *Hepialidae* is justly considered to be a primitive one, this does not include the necessity that all the features of all the members have to show a primitive character and that they cannot possibly have undergone any secondary modifications. A study of the existing literature would have taught FRACKER that in 1914 and 1915 (and in 1916), J. F. VAN BEMMELEN found

very primitive qualities in the pattern of the wings of the *Hepialidae*, but nevertheless could show at the same time great secondary alterations in it.

It does not seem advisable to me to look upon the pattern of one segment of one single representative, as the generalized type of the Jugatae, from which the generalized type of the Frenatae has descended. And this applies in a high degree to the prothorax.

In a preceding chapter I think, I have proved sufficiently that the thorax on the whole is not built primitively, that the stigmata on its surface have been shifted and that the wing-rudiments very soon bring about changes in these segments.

By nearly all the writers the prothoracic stigma is considered to have been shifted towards the oral side and it is strange to choose this very segment as a starting-point.

It seems to me a very *unfortunate* accident that the setae on the prothorax of *Hepialus lupulinus* (l. c. p. 17) are also about fifteen and that they were in approximately (!) the same position as on the hypothetical segment.

Another objection I have to FRACKER's assertion is, that x and ϑ on the prothorax should be homologous with x and ϑ of the abdomen (c.f. on this point my Pl. X, fig. 15).

On the prothorax we find these setae in front of the stigma, on the abdomen behind it, without there being any change in the position in regard to the other setae. There we get the impression as if the stigma had passed under these setae, a kind of dislocation, the possibility of which I cannot understand. I am convinced that a seta which is situated in front of the stigma must remain prostigmal, and that it will either disappear in case the stigma is shifted, or that it will display the traces of the shifting of the stigma in its situation on the segment. Therefore I think that the seta called III B by QUAIL may agree with a prostigmal seta, even if this seta is sometimes placed a little higher.

The "proofs" mentioned by FRACKER of the shifting of ε and ρ do not appear to me to be convincing. The upshot of these arguments is always the preconceived idea, that we must consider

the thoracic segments in general and the prothoracic one in particular, to bear a primary character. I think I have shown sufficiently in chapter III that this a-priori view does not deserve general acceptance.

In criticizing the different systems and especially that of FRACKER, I have had the opportunity of explaining my opinion on the nomenclature.

Therefore it will not cause surprise that I begin by first taking the abdominal pattern and that, as neither the use of numbers nor of FRACKER's Greek letters appeared possible, I have come back to the use of names which at the same time express the place of the seta on the segment. In composing my nomenclature I have tried to keep in agreement as far as possible with the following writers:

WEISMANN (1876), MÜLLER (1886), SCUDDER (1889), SCHRÖDER (1894), QUAIL (1900), J. F. VAN BEMMELEN (1912).

In accordance with DYAR and FRACKER I think that in the composition of a primitive pattern a *verruca* (wart), a *scolus* (spine), a *tuberculum* (elevation which mostly bears one or more setae) and a *seta* ought to be considered homologous with each other.

I should like to add to this series of homologous organs a *pigmental spot*. I think that the *seta* is the original part, and that the other organs are its secondary modifications. A homogeneous spreading of the setae, as also their complete absence, must be considered as secondary features.

The reduced patterns of the anal segments have also arisen in a secondary way, though they often lead to pseudo-primitive conditions.

In discussing the results I intend to refer again to these facts (chapter IX).

To be able to shorten the descriptions I have also given cyphers to the patterns as a whole: Type **I**, **I***a* etc. The deviations from this pattern can be easily indicated so that with a few words the place of all the setae can be exactly mentioned. In connection with my remarks in Chapter IV it should be pointed out, that the anal

segments deserve special mentioning. For them I cannot give any definite rules, as in some cases they are far more reduced than in others.

Type I. This pattern consists of the following setae, tubercula etc. (Pl. X, fig. 19).

Seta dorsalis on the oral and at the same time on the dorsal edge of the segment.

S. subdorsalis superior more caudal and also a little more ventral than the former.

S. suprastigmalis lying over the stigma, about in a line with the stigma and s. dorsalis.

S. prostigmalis is usually very short and stands right in front of the stigma or has been shifted a little upwards.

S. poststigmalis caudal and in most cases somewhat ventral of the stigma.

S. infrastigmalis under the stigma.

S. basalis anterior and

S. basalis posterior situated between s. infrastigmalis and the place where the leg is implanted, or where this is wanting, between s. infrastigmalis and s. pedalis.

S. pedalis at the beginning of the leg and, if the leg is wanting, on the place where we might expect it.

In connection with the remarks in chapter IV the presence of this seta seems to me a proof of the secondary disappearance of the legs on the abdominal segments 1, 2, 7, 8, 9.

S. propedalis on the ventral side, in front of the beginning of the leg.

S. ventralis between the inner side of the leg and the ventral median line.

We see that this Type **I** almost completely agrees with the pattern chosen as the fundamental plan by W. Müller (1886), Dyar (1894), O. Hofmann (1898) and Quail (1904). Where, in my investigation independently of them, I was led to the same type, I think I am justified in attaching great value to this result.

As rather frequently occurring extensions of this type, there also occur:

S. subdorsalis inferior lying ventral of s. subdorsalis superior.

S. dorsolateralis implanted on the oral edge of the segment between s. dorsalis and s. suprastigmalis.

In the descriptions I think it better to mention, whether these setae are present or not, whilst I consider it advisable to make a special notice of s. prostigmalis and s. propedalis as they often show important deviations in size.

Type I*a*. A simplification of frequent occurrence is that the *seta subdorsalis* disappears, whilst *seta poststigmalis* is united with *seta infrastigmalis*.

Consequently we get one series in which the stigma is also situated. This pattern, which at first sight makes a primitive impression, is found i. a. in *Saturnia pavonia.* The setae have already changed in instar *I* into *verrucae*, later on in *scoli*, but one *seta dorsalis* remains on the prothorax as a proof that here as everywhere else the verrucae have arisen by modification of the setae (c. f. Pl. X, fig. 20).

Type I*b*. At the end of larval life the conditions of the pattern are nearly the same in the *Lymantridae = Liparidae.* Here however verruca subdorsalis does not disappear, but *verruca dorsalis* does, whilst *v. poststigmalis* is blended with *v. suprastigmalis* and not with *v. infrastigmalis.* This pattern I call type **I***b*.

Apparently the types **I***a* and **I***b* are almost alike, in reality they have arisen independently of each other.

The coalescence of v. poststigmalis and v. infrastigmalis remains during all the larval instars and even in the pupa it is represented by a furrow which separates the two halves from each other (Pl. X, fig. 21).

Type II. At first sight the meso- and the metathorax seem to possess a setal pattern which is entirely different from that of the abdominal segments (Pl. X, fig. 18).

They agree, however, so much with the prothorax, that it does not seem advisable to establish a special type for it but to describe it as: type **I** without seta .... or: type **II** with seta ....., etc.

The opinions of the investigators differ very much on the meso- and the metathorax, as may be seen from FRACKER's list (1915 l. c. p. 40), from the figures arranged by me on plate X and from the example on page 38.

I think that the cause of the difference between type **II** and type **I** must be sought in the shifting of the stigmata and in their final disappearance later on.

On the meso- and the metathorax one generally finds three setae at the oral border of the segment, mostly arranged in one vertical line.

About in the same row, but sometimes a little in front of it or behind it, is another seta, and behind this one we often find a peculiarity of the surface of the skin. Sometimes in the shape of a pigmental spot (e.g. *Porthesia chrysorrhoea*, *Zeuzera pyrina*), another time in that of a verruca (e. g. *Arctia caja*, *Sericinus telamon*), or as a distinct dilatation of the system of air-tubes, which is seen through the transparent skin (e. g. *Pieris brassicae* and *P. napi*). These variations of the surface of the skin I take to be caused by the wing-rudiment (BOAS 1899), but, as it is situated on the place originally occupied by the stigma, the seta which is placed in front of it keeps its character as *s. prostigmalis*. On this point I agree with QUAIL, who calls it III B. Under this seta stands another one, and over the base of the leg, one more. All these six setae are situated in one vertical row. This type seems therefore to be very primitive. But having seen that type **I***a* and **I***b* are pseudo-primitive and after having explained in chapter IV that the thorax is generally of a secondary construction, I think another point of view may also be taken.

The uppermost seta does not give any difficulties, and may safely be considered to be *s. dorsalis*, and the fourth *s. prostigmalis*. In this case it is clear, that the two last setae are *s. infrastigmalis* and *s. basalis* and that the third of the row is *s. suprastigmalis*. There remains still one seta, namely the second of the row.

It can be easily understood that this seta is considered by many

investigators to be *s. subdorsalis*, removed to the front-border of the segment. But against this explanation I have an objection for the following reasons:

1⁰. In different families there appear on the abdomen three setae above the stigma: e. g. *Phalera bucephala*, *Hepialus*, *Pieris napi* and the *Psychidae.*

2⁰. On the prothorax we very regularly find *s. dorsolateralis* together with *s. subdorsalis.*

3⁰. On all the pupae of Rhopalocera, which I have examined and which possess a pattern, I could show three elevations or pigment-spots on the oral side of the abdominal segments, above the stigma. At the same time there exists a spot or an elevation, agreeing with *s. subdorsalis.*

In all three cases it is evident, that the middle one of the three setae is not *s. subdorsalis.* This seta I have called *s. dorsolateralis.*

At first I hesitated whether we could possibly explain this seta in another way, namely by calling the upper one *s. dorsalis*, the next one *s. suprastigmalis* and by considering the third one as agreeing with III B of Quail. I thought at first that III B had changed its place and had come above the stigma and by this transgression had caused a dorsad motion of s. suprastigmalis. I think, however, that the seta before and not that above the transparent wing-rudiment, viz. *s. prostigmalis,* agrees with III B.

A third possible explanation of the thoracic arrangement follows here:

Starting from the idea that the prothoracic stigma really belongs to the praesegmental zone of the mesothorax, and that the metathoracic stigma is removed to the intersegmental membrane, it is easy to imagine, that the setae lying in the neighbourhood have also taken part in this shifting. Further taking it for granted that the setae on the thorax are originally arranged in the same way as on the abdomen, we also find there *s. suprastigmalis*, *s. prostigmalis* (III B), *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis.* If a stigma is shifted from the oral side of a segment to the caudal

edge of the former, then *s. poststigmalis* becomes prostigmal in respect to this stigma.

In that case there must exist two *s. prostigmales*. If *s. infrastigmalis* also takes part in this shifting, there are three *s. prostigmales*. This then would agree with FRACKER's bisetose and trisetose K.-group.

On the mesothorax and the metathorax *s. poststigmalis* can be removed so much, that it comes in one vertical line with *s. suprastigmalis*.

It is easy to imagine, that hereby *s. prostigmalis* is pushed upwards and thus occupies the place of *s. suprastigmalis*. This one is also shifted and appears between its old place and *s. dorsalis*, i. e. on the place of *s. dorsolateralis*.

It is also possible that *s. infrastigmalis* is removed downwards and so appears on the place of *s. basalis*. I think that this explanation is very artificial, but still it seems to me better than that given by FRACKER. That a stigma can be shifted in such a manner that it plunges under the setae, without exerting any influence on their position, seems to me highly improbable. I think however that the cases mentioned sub 1, 2 and 3 form an argument against this explanation, which is given here for the sake of completeness only.

Besides it seems to me entirely incorrect to introduce in a nomenclature hypothetic views on homology. In human anatomy we might as well call the muscles and bones of the arm and legs by the same names, if they were considered homologous for some more or less probable reason. In my opinion a nomenclature ought to be a means for a short and clear description and it should not be the expression of hypotheses on which various investigators have different opinions. Through this, it is made difficult for outsiders to understand the terminology, and the investigators of the setal pattern themselves will, each with the same right, claim their own hypothesis to be the right one.

CHAPTER VI.

Systematic synopsis of the setal pattern of caterpillars.

Not much harmony is to be found in the classification of the Lepidoptera. Some of the latter-day writers reject the sub-order of the Jugatae, but even if this sub-order is accepted, the sub-order of the Frenatae remains an extraordinarily difficult problem for the systematists.

The principal newer systems are:

Chapman (1893), especially founded on the pupae.

Comstock (1893), especially founded on the wing-venation.

Dyar (1894 and 1894 *b*), especially based on the setal pattern of caterpillars.

Packard (1895), starts from the three preceding systems and the geographical distribution.

Spuler (1895 and 1910), especially founded on the wing-venation.

Handlirsch (1908), based on palaeontological data and on the preceding systems.

I have followed the last-mentioned writer, because he has worked into his system all the previous ones and because I think that the palaeontological data have been neglected too much by the entomologists. Handlirsch's great knowledge of the morphology, embryology and palaeontology of the insects, makes him an authority deserving confidence. Therefore I have not followed Scharp's manual, as I did in my preliminary note (1916).

As far as possible I have mentioned the literature with each family. It is more than possible that I have not noticed some of the very scattered articles in the entomological periodicals. I therefore wish to draw attention to the fact that owing to the war, I have not been able to procure some of the foreign periodicals. In the first sub-order I have explained the data known to me rather in detail, because in this way I hoped to assist in the solution of one of the most difficult problems in the systematic arrangement of Lepidoptera.

My work, however, would become too comprehensive if I had tried to do the same for all the families.

Sub-order I. **Jugatae.**

Family I. *Eriocephalidae.*

In many respects this family is very primitive but with respect to the setae it is exceedingly specialized. I do not possess any material for investigations and am therefore obliged to confine myself to literature, especially to one article of CHAPMAN's (1894). It is a great pity that no more is known about these highly interesting larvae, which possess the full set of functionising abdominal legs (1—8) and give rise to imagines, which, as WALTER found in 1885 for *Micropteryx* (*Eriocephala* = *Eriocrania*) *calthella*, retain the mandibles as biting organs and the first pair of maxillaries fully developed.

DYAR (1893 and 1894*b*) does not give any characteristics.

CHAPMAN (1894) gives a very interesting description, with figures of the larva of *Micropteryx calthella* R. which has been checked and copied by PACKARD (1895) and which also occurs (with figure) in the manual of OUDEMANS (1900).

On the newly hatched larva there are ten rows of globular rough warts, each of them on a little stem. They are placed on four elevated ridges, and become smaller and smooth when the larva grows.

HANDLIRSCH (1908, p. 1254) says that there are several rows of tubercles on the back. Like the other writers, he draws attention to the abdominal legs at the segments 1—8.

FRACKER (1915) does not discuss this family.

Family II. *Micropterygidae.*

In the pupae of this family CHAPMAN (1893) discovered the gigantic mandibulae. Their larvae, on the other hand, are more secondarily modified, in so far as they lack the abdominal legs. For want of material I could not study their setal pattern.

DYAR (1894*b*, p. 49) describes *Micropteryx purpurella*: "The arrangement of the setae corresponds with that of *Hepialus*, except that the four setae on the base of the leg are absent.... It has a double dorsal shield on every segment which may account for

the unusually posterior position of tubercle I (fig. 7 l. c. p. 49). The uniform position on the thoracic segments of the Frenatae is lacking." In my opinion the arrangement of the setae might equally well be conceived as follows: *s. dorsalis* absent, *s. suprastigmalis* or *s. dorsolateralis* on the oral side, *s. subdorsalis sup.* and *inf.* on the caudal side, *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis*, two *s. basales.*

Packard (1895, p. 62) does not mention the larvae of this family but draws a few setae on the nympha.

Fracker (1915, p. 24) only says that the setae have been reduced so far by leaf-mining habits that conclusions cannot be based upon them.

Family III. *Hepialidae.*

For this family which interested me especially in connection with the investigations of J. F. van Bemmelen on the pattern of the wings (1912—1916), I had material of two species at my disposal.

Dyar (1894, p. 197) described *Hepialus lupulinus*, full-grown specimen and later on (1895, p. 66 sqq) instar *I* of *Hepialus mustelinus.*

Dyar especially emphasized the differences between the Jugatae and the Frenatae, and did not describe the prothorax.

Packard (1895) described *Hepialus mustelinus* instar *I* and full-grown larvae of *H. humuli* and *H. hectus.* These latter he figured together with the pupa of *Oncopora intricata* on p. 72 and 73 of the first part of his work on the Bombyces. I wish to draw special attention to these pictures, because Fracker does not mention them. The prothorax of all three agrees much more with my description than with that of Fracker, which has been selected as the fundamental scheme of the pattern of all caterpillars. *H. hectus* agrees best with it, but just this species is considered by Packard to be a specialized one.

Quail (1900, Pl. VI, fig. 11, 12, 13, 14) gives a description and a figure of the newly hatched larva of *Porina cervinata*

Walk. and of full-grown larvae of *P. umbracaluta* Gn. and *Charagia virescens* Dbld. He also describes the pupa of *Porina cervinata* Walk. and figures, moreover, the last segments with the setae, which are in the same position as on the caterpillar.

These descriptions too differ in important respects from FRACKER.

TSOU (1914) minutely describes: *Hepialus humuli* L. and gives the setal maps of many segments. This is the same kind which FRACKER examined, but TSOU draws a few more setae. Among other things he puts C_2 on the prothorax on the shield, whilst FRACKER draws it as ϑ on the outside. On abdominal segment 1 he places S_1 between β and ρ and in front of S_2 ($= \varepsilon$) a special seta A.

FRACKER (1915) who considered the prothorax of *Hepialus mustelinus* as the primeval type of the pattern should, by a thorough study of the literature, have compared different descriptions and illustrations. I am convinced that the list of the drawings and descriptions of caterpillars of the Hepialids already cited by me, is far from complete. When a student attaches so much importance to a certain family, as FRACKER does, I think it only right, that he should make as far as possible a complete perusal of the existing literature and that he should not confine himself to one special type, which accidently proves to be suitable for a certain hypothesis. And the more so where the other Jugatae: the *Eriocephalidae* and *Micropterygidae* show so many deviations from this type. FRACKER himself described full-grown larvae of *H. humuli*, *H. hectus* and *H. lupulinus*. I have already discussed his investigations in the chapter on the nomenclature.

Hepialus hectus Linn.

Instar *I*. Length 1 mm. Duration? Material in alcohol, collected at Groningen 1914, from eggs, bought in Germany. Plate X, fig. 22, 23, 24.

The head of this caterpillar, the smallest, which I have examined, is relatively large, to wit more than $^1/_4$ part of the length of the body. The upper-jaws are strongly developed. There are many

setae on the head which I drew with accuracy, but which I did not study further. The ocelli are arranged in two vertical rows, each containing the number of three, between which stands a seta. No distinct prothoracic shield. On each of the tubercula there is one seta which, on being magnified 400 times, still shows no plumes and which has a length of 50—150 μ.

The tubercula are not coloured.

Prothorax. Seta dorsalis, *s. subdorsalis sup.* and *inf.*, *s. dorsolateralis*, *s. prostigmalis*, *s. infrastigmalis*, *s. basalis*, *s. propedalis*, *s. ventralis*. On the leg several *s. pedales* and behind the leg on the ventral side a *s. postpedalis*, which only occurs on the thorax.

Mesothorax. S. dorsalis and *s. prostigmalis* on the oral edge of the segment. Behind these, approximately in a line, *s. subdorsalis sup.* and *inf.*, further *s. infrastigmalis*, *s. propedalis*, *s. basalis*, *s. postpedalis* and *s. ventralis*.

Metathorax = mesothorax.

Abdomen 1. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis sup.* and *inf.*, *s. suprastigmalis*, *s. poststigmalis*, *s. infrastigmalis*, *s. basalis*, *s. pedalis* or *s. ventralis*.

Segm. 2 = 1.

„ 3, 4, 5, 6 are as 1 and 2, but *s. poststigmalis* is situated a little lower down than usually; there are two *s. basales*, one *s. propedalis* and one *s. ventralis*.

„ 7, 8 = 1, but *s. basalis* lies a little higher.

„ 9. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis sup.*, *s. suprastigmalis*, two *s. basales*, *s. propedalis*, *s. ventralis*.

„ 10. *S. dorsalis. s. subdorsalis sup.*, *s. suprastigmalis*, *s. propedalis* or *s. basalis*, *s. ventralis*.

„ 11. *S. dorsalis* and further on the caudal side of the prolegs two setae, in my opinion: *s. subdorsalis* and *s. suprastigmalis*; one *s. propedalis* and on the ventral side of the claspers one seta, in my opinion to be put on one line with *s. ventralis*.

I clearly see here an eleventh abdominal segment, whereas Fracker in *H. mustelinus* only distinguishes ten.

Hepialus spec. cf. *lupulinus* L. Plate II, fig. 4.

Material. Through the kindness of Mr. CLAASSEN, Instructor of the Government Horticultural School at Boskoop, Prof. Dr. J. F. VAN BEMMELEN procured material from the nurseries there. Some years they are so abundant, that they damage the roots of the lilacs, but in 1915 they were so scarce, that only a few specimens could be obtained. The smallest measured was 2 cm., the biggest 3 cm. (preserved in alcohol). Judging by the size of the head they seem to belong to the same instar. The head is flat, large, covered with setae. The ocelli are arranged in two vertical rows of three each, between which there is one seta. The upper-jaws are large. The setae of the body are placed on tubercula which are not coloured. The setae are 1000—2500 μ. long and not plumed.

Prothorax. This segment is almost completely hidden by the head. No prothoracic shield. Over the stigma there is only one seta, probably *s. subdorsalis.* Further there occur *s. infrastigmalis*, *s. poststigmalis*, *s. basalis* and on the leg many *s. pedales.*

Mesothorax. S. dorsalis, *s. dorsolateralis*, *s. subdorsalis superior*, *s. poststigmalis*, *s. infrastigmalis*, *s. basalis*, many *s. pedales.*

Metathorax. S. dorsalis and *s. dorsolateralis* between which there are still three other setae, which in all specimens occur on the metathorax, but not on the mesothorax; *s. suprastigmalis*, *s. subdorsalis sup.*, *s. poststigmalis*, *s. propedalis*, *s. basalis* and many smaller *s. pedales.*

Abdomen 1. *S. dorsalis*, *s. dorsolateralis*, *s. suprastigmalis*, of which the two last ones are close together and *s. dorsolateralis* is a little more oral, *s. subdorsalis sup.* and *inf.*, *s. poststigmalis*, two *s. infrastigmales* of which the foremost might be compared with *s. prostigmalis*; *s. basalis*, *s. propedalis*, *s. pedalis* or *s. ventralis.*

Segm. 2 = 1, but lacks *s. subdorsalis inf.*

„ 3 = 2, but has mostly five *s. basales.*

„ 4, 5, 6 = 3 but only three *s. basales.*

„ 7 = 2.

„ 8, stigma extraordinarily large, three *s. basales*, which are placed higher than usual.

Segm. 9 *S. dorsalis*, *s. dorsolateralis*, *s. suprastigmalis* in one line, *s. subdorsalis sup.*, *s. poststigmalis*, two or three *s. infrastigmales*, *s. basalis*, one *s. propedalis*.

„ 10. *S. dorsalis* and *s. dorsolateralis* are wanting, *s. suprastigmalis*, *s. subdorsalis sup.*, *s. poststigmalis*, two *s. infrastigmales*, *s. propedalis* and five or seven *s. pedales* with very long setae.

„ 11. As there are no *s. pedales* on the abdominal legs I am inclined to ascribe the setae pedales of segment 10 to a reduced segment 11.

Synopsis of the sub-order of the Jugatae.

It is not possible to build up a pattern which they have in common, as each family certainly possesses its own pattern and it may be so with each genus. This may be expected as the Jugatae most probably are not the immediate ancestors of the Frenatae. Only in some respects they have preserved the primitive character of the Lepidopterous tribe in a better way. Where HANDLIRSCH (1908) places the separation of the Frenatae from the Jugatae as early as the Lias, because in Dogger and Malm the *Palaeotineidae* already belong to the Frenatae (l. c. p. 1253 sqq.), this result need not surprise us.

When the setae alone are concerned I would rather conclude that the *Eriocephalidae* descend from the *Micropterygidae* than the reverse, but I admit that a system, only based on the form and the number of the setae would be exceedingly artificial. Moreover there is a possibility, that in this respect the *Micropterygidae* have remained in a more primitive state, especially by their mining habits, instead of the *Eriocephalidae*, which are exposed to all kinds of exterior influences, by which the form of the setae might be highly modified. The *Eriocephalidae* are the most specialized forms in a progressive line, the *Micropterygidae* are perhaps reduced. The different *Hepialidae* deviate very much from each other, the prothorax is often highly reduced. It is of importance that a *s. dorsolateralis* and a *s. subdorsalis inf.* frequently occur.

With a good deal of probability 11 abdominal segments can be counted in instar *I* of *H. hectus*.

For these families I have collected as much literature as possible, and I think I am justified in my conclusion that FRACKER made a bad choice in raising the prothorax of one of the numerous species to the rank of a fundamental form for his generalized type.

Sub-order II. **Frenatae.**

As it was FRACKER's (1915) intention to compose an analytic list of determinations of the caterpillars, he had to examine as many different families as possible. In some respects I have started from a different point of view and I had by no means such an extensive material at my disposal as he had. Though I am convinced that it will be advantageous for a good system of the Lepidoptera to be acquainted with the setal pattern of all the caterpillars, yet I do not believe that the setal pattern in itself is a reliable guide for the limitation of families etc. My own experiences of the *Sphingidae*, the *Hepialidae*, the *Cossidae*, as well as HOFMANN's observations of the *Pterophoridae* etc. have increased my doubts upon that point. This result which later on I intend to discuss more fully, added to my lacking complete series in many families, and on the other hand the numerous data given by DYAR, PACKARD, FRACKER and others, allowed me to confine my work to certain selected cases.

For those families which I have not examined I will confine myself to mentioning the literature I have collected, generally without entering into criticism.

The arrangement of the groups has been made according to HANDLIRSCH's plan (1908), but those families of the so-called Microlepidoptera, which he does not mention, I have entered into the series according to FRACKER's system. This is based on a compilation from WALSINGHAM and on published and unpublished work of AUGUST BUSCK (l. c. p. 48, 61 sqq.). As this system differs in many instances from that of HANDLIRSCH, I have

placed the families, not mentioned by him, next to those with which, according to FRACKER, they harmonize best.

Family *Nepticulidae*. FRACKER (1915, p. 64) does not state anything about the setal pattern, neither does WOOD (1894).

Family *Prodoxidae*. FRACKER (1915, p. 64) does not say anything of the setal pattern.

Family *Incurvariidae*. FRACKER (1915, p. 65) does not mention the setal pattern. PACKARD (1895, p. 63, fig. 7) describes *Adela viridella* and *Nematois violellus*. The setal pattern is not distinct, but differs much in the two kinds mentioned.

Family *Tischeriidae*. FRACKER (1915, p. 66) does not say anything of the setal pattern. These last four families are taken together as the Aculeata.

Family *Acrolophidae*. FRACKER (1915, fig. 7, 8; I, II; 1, 2, 3; p. 66) *Pseudanaphora areanella*. The abdomen bears: *s. dorsalis* (α), *s. subdorsalis* (β), *s. suprastigmalis* (ρ) *s. prostigmalis* (ε), two *s. infrastigmales* of which the hindermost may agree with *s. poststigmalis*; *s. basalis*, three *s. pedales*, *s. ventralis*.

Family *Tineidae*. QUAIL (1904*b*, Pl. IX) gives a figure of *Tinea pellionella*. There is an extraordinarily small *s. prostigmalis* and under the stigma two *s. infrastigmales* in one vertical line.

FRACKER (1915, p. 67) says that the *s. dorsales* (α) are further from each other than the *s. subdorsales* (β). It may therefore be possible, that here his α agrees with *s. dorsolateralis*.

Family *Buccalatrigidae*. FRACKER (1915, p. 67) says the same of the segments 8 and 9 as of the Tineidae, further are $\varkappa$ and η widely separated, thereby corresponding with *s. infrastigmalis* and *s. poststigmalis*.

Family *Lyonetiidae*. FRACKER (1915, p. 67) gives a statement of the pattern but he himself does not attach much value to it.

Family *Helioniidae*. FRACKER (1915, p. 68) says only that *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis* are placed in different ways on the body of the genera examined. *Lithariopteryx abrioniaella* carries them on different tubercles, *Antispila nyssaefoliella* on the same tubercle.

Family *Yponomeutidae.* Fracker (1915, p. 69) mentions a great difference between the several genera, the only characteristic in common being (and even this does not always hold good) that *s. subdorsalis* (β) is lower on the prothorax than *s. dorsalis* (α), that the K. group (*s. prostigmales* and *s. infrastigmales*) consists of three setae on the prothorax, and that on the abdomen *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis* are separate from each other.

Family *Gracilaridae.* Fracker (1915, p. 70) does not give a setal pattern, neither does Chapman (1902).

Family *Tortricidae.* Fracker (1915, p. 71—74) gives a summary of the genera, which differ very much from each other. Moreover the characteristics are not absolutely constant. Changes occur with the following setae: Π; δ, β, $\varkappa$, η, μ, K. It is of importance that $\varkappa$ and η, i. e. *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis*, may be arranged on the abdomen in a horizontal line as well as in a vertical line and that ε, i. e. *s. prostigmalis* is placed on one tubercle with *s. suprastigmalis* (ρ).

Family *Cossidae.*

Material: Only a certain number of full-grown specimens of *Cossus cossus* L. (*ligniperda*) were at my disposal.

Zeuzera pyrina L. from the *Coll. Kall.*

In connection with the recent views on the system of the Lepidoptera the *Cossidae* have often attracted attention.

Lintner (1885) (nympha).

Dyar (1894 and 1894 *b*).

Packard (1895).

Quail (1904 *a. b*).

Tsou (1914).

Fracker (1915).

The remarkable ribbon-shaped, twisted setae have been described and illustrated by Lijonet in 1760 in his famous work on the anatomy of *Cossus.*

The most accurate description is that of Quail, who also examined a newly hatched caterpillar of *Cossus cossus.* In doing

this, he discovered the existence of trumpet-like setae, which as he believes, can open and shut. He also discusses *Zeuzera pyrina* and *Culassa expressa.*

Tsou found two punctures upon the prothorax of *Cossus*, identical in appearance with the base of a seta.

Boas (1899) examined the thorax of this kind and found a rudimentary thoracic stigma on the intersegmental membrane between the mesothorax and the metathorax, whilst he takes the little spots, generally considered as rudimentary stigmata, for the rudiments of the wings.

Cossus cossus.

Prothorax: *S. dorsalis*, *s. dorsolateralis*, *s. suprastigmalis*, *s. subdorsalis superior* and *s. subdorsalis inferior* and a special seta as third in this series; in a little group before the stigma there are three setae, probably agreeing with *s. prostigmalis* and two *s. infrastigmales.* Two *s. basales*, two *s. propedales,* and *s. ventralis.*

A prothoracic shield is wanting but a dark-coloured spot occurs in its place.

Mesothorax. S. dorsalis, *s. dorsolateralis*, *s. suprastigmalis*, *s. poststigmalis*, a little higher than usual; *s. prostigmalis* or *s. infrastigmalis*, *s. basalis*, *s. propedalis*, *s. postpedalis* and *s. ventralis.* I draw attention to the fact that in Quails figure of the first instar four setae are marked above the rudimentary stigma (?), and moreover one before, one behind, and two below it, making eight in all, which consequently entirely agrees with my statement, because *s. ventralis* has not been mentioned by him. Tsou distinguishes many more.

Metathorax = mesothorax.

Abdomen 1. *S. dorsalis* (smaller than the others) *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. poststigmalis* (higher than usual) and one *s. prostigmalis* which can only be seen with a higher power; two *s. infrastigmales*, *s. basalis*, three *s. propedales, s. ventralis.* *Segm.* 2 = 1.

On none of my specimens could I find A_1 of Tsou.

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1, but instead of the three *s. pedales*, there are three *s. propedales*, of which two are placed a little nearer to the caudal part than the third. On the leg no setae are found.

„ 7, 8 = 1.

„ 9, *S. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. poststigmalis* more ventral than on the other segments, two *s. infrastigmales*, one of which is so much more ventral than on the other segments, that it comes to lie almost exactly under the other; *s. basalis*, *s. (pro)pedalis* and *s. ventralis*.

„ 10. Above the anal opening: *s. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*; under it: lateral three setae = *s. poststigmalis* and two *s. infrastigmales*; ventral but above the anal legs two setae = *s. basalis*, and *s. propedalis*; and ventral under the anal legs: *s. ventralis*.

Nympha. Except the vertical rows of little hooks on the dorsum there are no setae on the nympha.

Zeuzera pyrina L.

Coll. Kall. Pl. X fig. 26 and 27. Full-grown specimen, length 55 m.m. The last segments have been a little damaged in stuffing.

Prothorax. Large paired prothoracic shield. On this I see only two setae = *s. subdorsales*. There may have been more, which have been broken off during the mounting. *S. suprastigmalis* is very small and at the base of it there is no pigment, *s. prostigmalis* is very large, possessing much pigment at its base; right over the stigma a little pigmental spot without seta, *s. propedalis*, *s. basalis*, *s. postpedalis*, *s. ventralis*.

Mesothorax. *S. dorsalis*, *s. dorsolateralis*, *s. suprastigmalis* is doubled, *s. prostigmalis* in front of a dark pigmental spot, which was plainly visible when the empty skin was examined, *s. infrastigmalis*, *s. propedalis*, two *s. basales*, *s. postpedalis*, *s. ventralis*. Moreover on the left side, oral of *s. prostigmalis* a seta is found, the base of which is surrounded by much pigment and on the right side a seta caudal of the *s. dorsolateralis* without a pigmental

spot. On the intersegmental membrane between the mesothorax and the metathorax there is a little pigmental spot without a seta. At first I looked upon the spot behind *s. prostigmalis* as a rudimentary stigma and supposed the last-mentioned little spot to be accidental. After having read Boas, it seems to me a more probable solution that the large spots agree with the wing-rudiment (Pt.) and that the little spot is the rudimentary stigma (St.).

Metathorax = *mesothorax*, but one *s. basalis* is absent.

Abdomen 1, 2, 7, 8. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. infrastigmalis* all with a large pigmental spot at the base, a small *s. prostigmalis* which is oral and dorsal of the stigma, s. poststigmalis is absent; *s. basalis*, *s. pedalis*, *s. ventralis*.

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1 but on the leg are three *s. propedales* implanted on the oral side.

„ 9, 10 not clearly visible.

I draw attention to the fact that the imago of *Zeuzera pyrina* L. shows an extraordinarily primitive pattern.

The agreement between *Cossus cossus* L. and *Zeuzera pyrina* L. is exceedingly great, only the prothorax being different. *Cossus* also has two *s. infrastigmales* and *Zeuzera* has only one. I think we may speak of a definite fundamental plan, but are obliged to consider the full-grown specimens at least, as somewhat modified. *S. poststigmalis* occurs in *Cossus* but not in *Zeuzera*, so that *Cossus* has evidently got more setae than there should be according to the fundamental plan and therefore is more modified.

Quail (1904) gives two s. infrastigmales on *Zeuzera eucalypti*, instar *I*, but does not indicate a s. poststigmalis. Neither does he draw s. prostigmalis.

Family *Psychidae*. Dyar (1899), Fracker (1915). „The setae are very minute in later stages, in many cases it is impossible to find them without a prolonged search. Abdomen with $\varkappa$, β, δ, ρ (s. dorsalis, s. dorsolateralis, s. suprastigmalis?) in an almost straight line above the spiracle" (Pl. X, fig. 6 after Dyar l. c. p. 179).

Family *Elachistidae.* FRACKER (1915) does not mention the setal pattern.

Family *Coleophoridae.* FRACKER (1915, p. 80): „setae almost indistinguishable, apparently in the normal micro-lepidopteran arrangement".

Family *Ethmiidae.* The two larvae, examined by FRACKER l. c. p. 81, differed as to the abdomen, the thorax was the same.

Family *Stenomidae.* FRACKER l. c. p. 81, says that ρ and ε are situated below γ, evidently s. dorsolateralis, s. suprastigmalis and s. prostigmalis. Segment 9 is slightly different from the others.

Family *Hemerophilidae.* According to FRACKER (1915, p. 82) this family differs a good deal from the *Yponomeutidae* with which formerly it was sometimes connected. On the prothorax α (s. dorsalis) is more lateral than β (s. subdorsalis), on the abdomen it is the other way about, except on segment 9, which again resembles the prothorax. The four genera examined differ slightly from each other.

Family *Gelechiidae.* FRACKER (1915), mentions as a distinction from the *Pyralidae*, the three setae of the K-group; and the distance of seta β on segment 9 as a distinction from the *Tortricidae.* He goes on to say that the genera differ and that the species of *Gelechia* vary greatly (l. c. p. 84).

Family *Oecophoridae.* FRACKER (1915, p. 85) cannot find a satisfactory characteristic to distinguish them from the *Gelechiidae.*

Family *Blastobasidae.* This family differs from all the others in ρ (= s. suprastigmalis?) on the abdominal segment 8 being caudodorsad of the spiracle and κ cephaloventrad; therefore a s. prostigmalis must apparently be present. FRACKER (1915, p. 86).

Family *Cosmopterygidae.* FRACKER gives on p. 86: β, δ, ρ in a transverse line, apparently the same arrangement, which O. HOFMANN (1898) found in some *Pterophoridae.*

Starting from the *Tischeriidae* FRACKER takes the families together as the TINEOID SERIES of the NON-ACULEATA. If we try to find out the constant characteristics, we only can say that the tubercula are monosetal and that there are no secondary setae.

The usual type of the MICRO's is to be found everywhere, but in all groups modifications in place as well as in number of setae occur.

From this point of the series FRACKER passes on to the *Pyralidoidea*, which HANDLIRSCH places before the *Thyrididae* and after the *Geometridae*.

HANDLIRSCH on the contrary goes on to the *Zygaenidae*, and I therefore prefer to insert the ZYGENOID SERIES of the NON-ACULEATA in this place, with the observation that HANDLIRSCH discusses the family of the *Megalopygidae*, belonging to it, a little earlier.

Family *Chalcosidae* and

Family *Dalceridae* were not examined by FRACKER (1915).

Family *Pyromorphidae*. FRACKER (1915, p. 95) finds that these larvae form the transition from a typical Micro into a Slug-caterpillar. These larvae possess verrucae to wit: *v. dorsalis* grown together with *v. subdorsalis*. According to FRACKER's fig. 59 beside these large verrucae occur: *v. suprastigmalis*, *v. infrastigmalis*, *v. basalis*, *v. pedalis*.

The pattern reminds us a little of the *Saturnidae* or the *Lymantridae*.

In the various genera there is some difference in the arrangement.

Family *Epipyridae*. FRACKER says on p. 96 that there is no sign of verrucae and that secondary setae are sparsely scattered over the entire body. In this respect the family differs very much from the former.

Family *Megalopygidae*. FRACKER (1915) considers this family as the transition from the *Zygaenidae* to the *Cochlidiidae*.

There are *verrucae*, on the abdomen: *v. dorsalis* united with *v. subdorsalis*, *v. poststigmalis* consolidated with *v. infrastigmalis*, *v. basalis* and besides on abdomen 1 also one *v. propedalis* and *v. postpedalis*. The thorax is a little different.

Family *Cochlidiidae*. DYAR (1899) has given a synopsis of the *Slug-caterpillars*.

FRACKER (1915, p. 97) only says that the verrucae sometimes have the form of scoli and that some of the genera are entirely smooth.

If we try to find whether this ZYGENOID SERIES possesses a definite characteristic, we see that except the *Epipyridae*, which live as parasites (Fracker 1915, p. 96), the families are characterized by verrucae which sometimes grow out to scoli and which sometimes disappear entirely. These verrucae are mostly grown together, so that a pattern arises strongly resembling that, which I have called type I*a*. From this it differs in some respects, so that no direct descent of the *Saturnidae* from these *Zygaenoidae* can be assumed, but only a parallel development of the pattern.

Family *Zygaenidae*. Fracker (1915) no statement. In Kallenbach's collection there are many species represented by larvae which, however, are all fullgrown.

The striking spots do not take origin from the *verrucae*. On the abdomen are: *v. dorsalis* (grown together with *v. subdorsalis?*) *v. suprastigmalis*, *v. infrastigmalis* (united with *v. poststigmalis?*) *v. basalis*. The pigmental spots which occur oftenest are: 1st a spot mediad of *v. dorsalis*, 2nd one in front of it, 3rd one behind it, 4th one behind the stigma, 5th one between *v. infrastigmalis* and *v. basalis*. These spots may be doubled, they may also grow together so that they develop into stripes.

The examination of these caterpillars in the youngest instars might prove important. They are closely connected with the Microlepidoptera, viz. with the ZYGENOID SERIES of the NON-ACULEATA.

Bombycinae.

This gigantic group of caterpillars has been studied in detail by Packard, (1895, 1905, 1915). It is very much to be regretted that through his death the third part of his work has not been completed; the writer would probably have added a general synopsis. All we have now is the very interesting introduction which preceeds volume I and which was written without the experience obtained during his study of the enormous material. His work is the only monograph on caterpillars known to me in which all or many instars of nearly all kinds of caterpillars have been described and figured. The magnified setal pattern mostly has

been drawn next to them as a separate figure. I think that we owe this for a great part to DYAR.

PACKARD's classification is most easily studied from his: "genealogical tree of Lepidoptera" (1895, p. 83). He thinks all the *Bombycinae* descend from the *Lithosiidae*, and these from the *Tineina*. The *Sphingidae* descend like the *Saturniidae* from the *Ceratocampidae*. This classification so far concurs with that of HANDLIRSCH (1908). This writer also places the families mentioned in close contact, but thinks they have developed from different ancestors. Against PACKARD's opinion may be adduced, that the *Bombycidae—Saturnidae*, the *Sphingidae*, the *Lithosiidae* have all been found for the first time in the beginning of the Caenozoicum, just as the *Noctuidae*, the *Geometridae*, the *Hesperidae* and the *Papilionidae* s. l., which according to PACKARD have all descended with more or less intermediate groups from the *Lithosiidae* and which for the greater part form the extreme branches of his genealogical tree. In 1905 (p. 46) PACKARD gives another classification which is slightly different but yet in principle the same. He thinks the *Notodontidae* descend from the *Thyatiridae*, which HANDLIRSCH places next to the *Hesperidae*. This clashes with the palaeontological data, the *Notodontidae* are the youngest family and are only known from the Quartair.

The series of PACKARD's families is: (according to 1905, p. 46) *Notodontidae*, *Ceratocampidae*, *Saturniidae*, *Hemileucidae*, *Sphingidae* and *Cerucinae* as Syssphingina, opposed to which are the Symbombycina with *Dataninae*, *Apatelodinae*, *Eupterotidae*, *Ichthyurinae*, *Liparidae*, *Lasiocampidae*, *Endromidae*, *Bombycidae* and *Brahmaeidae*.

I have arranged the families according to PACKARD and wish to point out HANDLIRSCH's series: *Bombycidae—Saturniidae*, *Lasiocampidae*, *Sphingidae*, *Liparidae*, *Notodontidae*. At the end of this discussion I shall return to this subject.

Family I. *Notodontidae*. This large family contains seven subfamilies, of which according to PACKARD (1895) some (the first four) are

to be considered as the original forms of the *Symbombycinae*, others (the last three) on the other hand belong to the *Syssphingina*. The general pattern of setae is according to type **I**, in one sub-family there are verrucae even in instar *I*, in others they appear later on.

1. Sub-family *Gluphisinae* is difficult to separate from some of the *Notodontinae*. Some larvae are smooth, *Gluphisia septentrionalis* possesses glandular hairs (PACKARD 1895, Pl. VIII, p. 91) which are very shortly forked and afterwards disappear.

According to fig. 1*b*, the pattern on the abdomen is: *s. dorsalis*, *s. dorsolateralis*, *s. suprastigmalis*, *s. subdorsalis sup.* and *inf.* *s. prostigmalis*, *s. infrastigmalis* which is placed very orally, six *s. basales*, in instar *I*, whilst in instar *II s. dorsolateralis* and *s. subdorsalis inferior* disappear. The presence of these two setae in instar *I* is very important.

2. Sub-family *Apatelodinae*. The young larvae are covered with long white setae, which are standing on verrucae according to Type **I**, with *v. subdorsalis inferior* (PACKARD 1895, Pl. IX).

3. Sub-family *Pygaerinae*. PACKARD (1895) makes a distinction between the colour of the primary and secondary setae in the full-grown larvae. PACKARD (p. 105) thinks that this sub-family is the most generalized one of the family. As far as I can see on Pl. X—XIV the pattern of the *Datana* species agrees with *Phalera bucephala*. In connection with the origin of the stripes, which I was able to observe in a Pygaerine, this is of much importance, just as the presence of an 11th abdominal segment.

To outline the family in an easier way, I have put the description of *Phalera bucephala* L. after the discussions of the sub-families p. 65 sqq. (On the origin of the stripes see chapter VII and VIII).

FRACKER (1915) does not discuss the setal pattern.

4. Sub-family *Ichthyurinae*. *Ichthyura apicalis* (PACKARD 1895, Pl. XV) has setae, *I. inclusa* and *I. albosigma* (l. c. Pl. XVI) verrucae according to type **I**.

5. Sub-family *Notodontinae*. According to PACKARD (1895, Pl. XVII—XXIII) the larvae possess setae according to type **I**.

6. Sub-family *Heterocampinae*. Larvae sometimes with stema-

topoda (*Macrurocampa*). Larvae (PACKARD 1895, Pl. XXIV—XXXV) with setae according to type **I**, sometimes with a small *s. prostigmalis*: (*Hyparpax aurora, Schizura unicornis*).

It is remarkable that PACKARD in 1905 (p. 44), while discussing the setal pattern does not figure the *s. prostigmalis* on *Schizura*.

Exceedingly peculiar setae resembling antlers are born by *Heterocampa* during instar *I*, later on they disappear. They seem to agree with *s. dorsalis* of the prothorax (l. c. Pl. XXX).

7. Sub-family *Cerurinae*. Long stematopoda, setae according to type **I** (PACKARD 1895, Pl. XXXIV—XXXVII).

Sub-family 3. *Pygaerinae*.

Phalera bucephala Linn. Plate XII, fig. 7—13.

Material in alcohol. Collected at Groningen, summer 1915.

In this caterpillar the head becomes coloured last, while in nearly all others the head is black immediately after moulting and the tubercles become coloured afterwards.

Instar *I*. Duration 9 days. Length $2^1/_2$ mm. The tubercula are not black. The setae are not plumed.

Prothorax. *V. dorsalis* in front of the prothoracic shield, consisting of three setae, about $^2/_3$ mm. long, they are not united.

V. subdorsalis. Three setae which are longer than 1 mm., inplanted on a tuberculum, which is clearly higher than the prothoracic shield. *V. suprastigmalis* has also three setae of a length of not quite $^1/_2$ mm., concentrated on a tuberculum which in most individuals has coalesced with the prothoracic shield.

No s. dorsolateralis, *v. poststigmalis* with some (mostly 3 or 4) setae, if at least they have not become combined with the prothoracic shield, *seta infrastigmalis*, *v. basalis* with two setae. No s. pedalis and no s. ventralis.

Mesothorax and *metathorax*. *V. dorsalis* with three setae, *v. dorsolateralis*, *v. suprastigmalis* and *v. infrastigmalis*, each of them with two setae. *V. basalis* is not distinctly outlined, there are two setae which are not joined together.

No s. pedalis or s. ventralis.

Abdomen 1, 2. *V. dorsalis* with two setae, so that I presume *s. dorsolateralis* has been added to them, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. infrastigmalis* and *s. poststigmalis* each of them with one seta. *V. basalis* with two or three setae and on the place where there is a leg in the segments 3—6 one seta = *s. pedalis*.

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1, but one *s. basalis* is missing, whilst there are along the outer and the lower edge of the leg mostly five or six rather long setae (± $^1/_2$ mm.) I consider these to be the *s. pedales*. It may be possible, however, that the *s. basales* of 1 agree with these *s. pedales* of segm. 3—6 and that the seta there called *s. pedalis* really is a *s. ventralis*. This supposition appears especially probable, when the caterpillar is looked at from the ventral side and, starting from segment 3, we try to explain the arrangement of 4. If, on the other hand, the caterpillar is looked at from the lateral side and segment 1 is started from, we hesitate to give the above explanation for segment 3.

„ 7, 8, 9 = 1.

„ 10 = 1. *S. dorsalis*, close to it lies *s. suprastigmalis*. These is a *s. basalis* and the setae forming together the *s. pedales* are very strong and are ± $^3/_4$ mm. long.

„ 11. Behind the setae of 10 there are on the anal flap three more setae which are arranged in the following way:
s. dorsalis. *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*.

Instar *II*. Duration 10 days. Length 7 mm. The arrangement of the setae is almost the same as during instar I. The setae are not plumed either, but the tubercula are black and on the front and the back edge of nearly all the segments there is a black spot bearing many setae, which are smaller than those on the primary tubercula. In the figure I have marked the median spots with a darker colour than the paired ones. The tubercula of the other side, which are visible on Pl. XII, fig. 10, lateral aspect, are striped.

Prothorax. The prothoracic shield has disappeared.

V. dorsalis very large and protruding, provided with 3—8 setae, more than 1 mm. long. *V. subdorsalis* small, consisting of some setae behind the large *v. dorsalis*. *V. suprastigmalis* with three setae just as *v. prostigmalis*. Of this last wart the setae are smaller. Under the stigma one seta = *s. infrastigmalis*. *V. basalis* with three setae. On the leg some smaller setae.

Mesothorax. V. dorsalis, *v. dorsolateralis*, *v. suprastigmalis*, all of them with two setae. *Seta prostigmalis* and *seta basalis* with one seta. At the back edge of the segment a black dorsal spot with very short setae.

Metathorax = *mesothorax* but *v. prostigmalis* has two setae and *v. basalis* four. Further there are two small setae behind *v. prostigmalis* and just over the leg on the front side is *v. pedalis*.

Abdomen 1, 2. Two median shields occur at the oral and caudal edge, of which especially the latter bears many small setae.

V. dorsalis with two setae, *seta subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis*, all of them ± $^1/_2$ mm. long. One row mostly of five *s. basales*, and one large *s. pedalis*.

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1, but the large *s. pedales* of instar *I* are absent here, and instead there are 4—6 large setae above the leg = *s. basales*. On the leg itself there is a large spot with small setae = *s. pedales*. One gets the impression that the s. pedales of instar *I* are placed higher. Beneath *s. subdorsalis* a spot or a seta.

„ 7, 8 = 1.

„ 9 = 1 but *v. suprastigmalis* has two setae. S. poststigmalis is absent. No median dorsal shields are found.

„ 10. All the setae situated above the stigma from the left to the right side are placed on an anal shield. These setae are ± 1 mm. long. Further there are on this segment no setae, except a few on the outside and inside of the leg, which are ± $^3/_4$ mm. long.

Instar *III*. Length ± 15 mm. The number of spots with small

setae between the primary warts and setae has increased. Moreover there occur some scattered setae. The setae on the primary tubercula are ± 1—1$^{1}/_{2}$ mm. long. The longest which are at the same time the biggest, are found on the prothoracic shield and on the anal shield.

Prothorax. On the prothoracic shield three setae, which in my opinion represent *s. dorsalis*, *s. dorsolateralis* and behind it a small one = *s. subdorsalis*. *V. suprastigmalis* has three setae just as *v. prostigmalis*. The seta behind *v. suprastigmalis* is also plumed. *V. basalis* with three setae. The small setae on the leg are not feathered.

Mesothorax and *metathorax*. On the front-edge of the segment a double row of spots, on the hind edge one row.

V. dorsalis has three setae, *v. dorsolateralis* just as *v. suprastigmalis* has two. There is a single *seta prostigmalis*. One large *v. basalis* and many small setae which, however, are not fixed on black tubercula.

Abdomen 1—10 as in instar *I*, but:

Seta infrastigmalis is single. Three setae, which are not united and not implanted on a tuberculum, stand instead of *v. poststigmalis*. The number of *s. basales* amounts to ± 10.

Instar *IV*. Length ± 25 mm.

Apparently this instar completely resembles the full-grown form. Small setae, not plumed, are to be found everywhere. The spots have become more numerous and bear setae of ± 1 mm. long. Still more than in instar *III* they are arranged in horizontal and vertical rows and thereby give the impression of forming stripes.

The primary tubercula may be recognised by the seta which are longer (mostly 1$^{1}/_{2}$ mm.), and generally thicker too. They have short plumes. On each wart there are more setae than before, which is rather striking as during instar *I*, *II* and *III* the number is almost constant.

As examples of the most intricate pattern of spots I chose the prothorax and abd. 5, the others agree with these mutatis mutandis.

Prothorax. There is a large prothoracic shield which on each side has two very long setae (3 mm.) and behind them two or three shorter ones ($^3/_4$ mm.). These taken together I consider to be *v. dorsalis* and apart from them is one seta corresponding with *s. subdorsalis*. *V. suprastigmalis* and *v. dorsolateralis* over the clearly visible *v. prostigmalis*. *V. prostigmalis* projects a good deal and has three setae, *v. basalis* four. Over the stigma are two tubercula with five and two setae. They take their origin from the spots which have appeared in instar *III*.

Abdomen 5. Both the median dorsal shields, arisen during instar *II*, are still present. The *verrucae dorsales*, *v. subdorsalis*, *v. suprastigmalis*, *v. poststigmalis* are clearly visible. The permanency of this last wart is interesting as it showed an inclination to dissolution in instar *III*. *V. infrastigmalis* consists of some scattered setae. There are less *setae basales* than in instar *III*, there is also a *v. pedalis* present in the form of a spot. Other spots are: on the front edge under the median shields a large one and two smaller ones of which the 2nd lies in front of *v. suprastigmalis*, next come a large and a small one about on the same height as the stigma and *v. poststigmalis*. Behind the first smaller spot of this row we find two a little larger, and behind these in the same row *v. subdorsalis*. Over *v. poststigmalis* is a very large spot, which lies therefore in one row with the 2nd large spot of the 1st vertical row. Under *v. poststigmalis* are small spots with long setae which I first took to be primary ones because of their length. They lie in a row with *v. infrastigmalis*. Over the *setae basales* is a long-drawn spot. In different individuals and in different segments of one individual, these spots and tubercula vary a little in form and size. Most of them resemble the above example and one can always recognize the same primary tubercula.

Instar *V*. Length 40 m.m.

The primary tubercles can not be found. All the setae are somewhat plumed and are ± 2 m.m. long. The spots have almost grown together to stripes. Round each seta is a little area free from pigment. Over the stigma are, the dorsal median included,

three stripes agreeing with the row of spots running through *r. subdorsalis*, *r. suprastigmalis* and the spots over the stigma. There is no clear stigmatic stripe. The infrastigmatic stripe is distinct on the front and back edges of the segment, the basal stripe is narrow, and there is a clear, broad pedal stripe.

Pupa. I could not find any sign of a pattern.

Family *Eupterotidae.* FRACKER (1915) includes *Apatoledes* which deviates in respect to the tubercula. I think that he is right as regards the larva.

Family *Liparidae* = *Lymantridae.* The tussock-moths can be divided into two groups, those with and those without pencil-shaped setae. Several of them have long since drawn the attention of investigators because of their peculiar pattern, the thick tussocks of setae and because of the sexual dimorphism of the caterpillars.

Literature:

SWAMMERDAM (1737), *Orgyia* ♀ and ♂ caterpillar, pupa with setae.

HÜBNER (1766), development of the setae.

RILEY (1885), *Orgyia.*

WACHTL AND KORNAUTH (1893), particular setae of *Ocneria.*

PACKARD (1889 and 1893), development of *Orgyia.*

FRACKER (1915), synopsis of the family.

The last mentioned writer says (l. c. p. 104 sqq.) that *Porthetria*, *Gynaephora* and *Euproctis* have the ordinary verrucae like the *Arctiidae*, except that there are three verrucae on the mesothorax and the metathorax above the K-group.

He thinks that the coalescence of x with ρ which occurs in *Porthetria* = *Lymantria* (therefore of *v. poststigmalis* with *v. suprastigmalis*) is unique. He examined *Euproctis* = *Porthesia* but did not observe the same arrangement there. The second group has pencils, to this belong *Olene*, *Hemerocampa* and *Notolophus* = *Orgyia.*

FRACKER does not attach much importance to the question whether α and β (i. e. verruca dorsalis and subdorsalis) coalesce or not.

I examined three complete series, my principal results are:

1. The coalescence of *r. suprastigmalis* with *r. poststigmalis*.
2. The disappearance of *r. dorsalis* in different ways.
3. The structure of the setae becoming more intricate in the course of the successive moultings.
4. The presence of peculiar setae on *Lymantria dispar*.
5. The disappearance of the prothoracic shield.
6. The presence of verrucae on the pupa, to which SWAMMERDAM (1737) already drew attention.
7. The verrucae on the larva are arranged according to type **I** or to type **I***b*.

Family *Liparidae* Linn. Plate XI, fig. 8—11.

Lymantria (Ocneria) dispar L.

Material in alcohol and living animals (summer 1915). In the successive instars of caterpillars the same pattern is always found, the tubercles are warts with many setae.

Instar *I*. Duration 12 days. Length 4 mm. The setae are different in form viz.:

1. Very short feathered, light coloured ones, with a length of $\pm$ $1^1/_2$—2 mm. (the side-branches are $\pm$ 7 μ). The base is enclosed in the black case of the wart.

2. Not feathered ones, mostly 400—500 μ. long and coloured deep brown (Pl. XI, fig. 10). The lower part is $\pm$ 100 μ long and a little narrower than the elevation of the wart on which the seta stands. A little bladder follows, with almost colourless wall. The diameter is $\pm$ 20 μ. Through the presence of this bladder movements of the top part of the seta are rendered possible. This part is $\pm$ 300 μ long and tapers into a point. At first I thought that these peculiar setae were of use during hatching, as I imagined that before and during the removal of the skin, they were folded up. The examination of newly hatched larvae showed me, however, that there these setae already stand upright. The number of the bends is decidedly not larger than afterwards. I surmise that the same organs occur in the closely related *Lymantria monacha*. According to SHARP (II, p. 407), WACHTL AND KORNAUTH (1893)

think that there they serve for the dispersion of the larvae by the wind. In that case, however, they should have been much longer, for these small vesicles with a radius of $\pm$ 10 μ, cannot excercise any influence on the specific weight. Moreover, the long setae are more suitable for this purpose. It is certainly remarkable that these setae only occur in the first instar both on *Lymantria dispar* and on *Lymantria monacha.* Their function is a riddle to me; for the time being, I identify these setae with the glandular hairs which often occur in a first instar. Directly after hatching, the head is coloured black, the tubercula become coloured later on.

The following tubercula are visible:

Prothorax. Small *v. dorsalis* with short setae, rather large *v. subdorsalis* on which the setae mentioned sub. 2 are present (this verruca is connected with the preceding one by an indistinct prothoracic shield); a far projecting *v. suprastigmalis* with which *v. prostigmalis* is connected, *v. infrastigmalis*, *v. basalis* and one *v. ventralis.*

Mesothorax and *metathorax.* Very large *v. dorsalis*, small *v. dorsolateralis*, large *v. suprastigmalis*, a long drawn *v. infrastigmalis*, *v. propedalis*, *v. basalis*, *v. ventralis.*

Abdomen 1. Very small *v. dorsalis* and an extraordinarily large *v. subdorsalis.* The verruca over the stigma is divided into two parts by a furrow. The front part is *v. suprastigmalis*, the back part *v. poststigmalis*; *v. infrastigmalis* is elongated, *v. basalis* small, no v. pedalis.

This pattern I have called type **I** *b.*

Segm. 2 = 1, but *v. infrastigmalis* consists of two parts, one behind the other.

„ 3, 4, 5, 6 = 2, but v. basalis is absent.

„ 7, 8, 9 = 2, but on 9 the verrucae are much higher than on the other segments.

„ 10 is strongly reduced, the verrucae are not distinct.

Instar *II.* Duration 12 days. Length 8 mm. The same as instar *I*, but the peculiar setae have disappeared. The setae bear

somewhat longer plumes, *v. dorsalis* becomes smaller. The prothoracic shield has disappeared.

Instar *III*. Duration 8 days. Length 15 mm. As instar *II*.

Instar *IV*. Duration 6 days. Length 24 mm. As instar *II*, the sides of the head become grey.

Instar *V*. Duration 11 days. Length 35 mm. As instar *II* but some secundary setae appear on the body and the *v. infrastigmales* are sometimes divided into many pieces, on the thoracic segments the v. pedales are wanting.

Pupa.

On the abdomen of the pupa the verrucae are arranged in a distinct way according to type **I** *b*. The furrow between *v. suprastigmalis* and *v. poststigmalis* has grown larger.

The setae on the pupa too are plumed. Distinct are: *v. dorsalis* even larger than on the caterpillars, *v. subdorsalis*, *v. suprastigmalis* + *v. poststigmalis*, *v. infrastigmalis*, *v. basalis* and a far projecting *v. pedalis*.

Euproctis (Porthesia) chrysorhoea Linn., Plate XI, fig. 12—15.

Material in alcohol, from Groningen (spring 1915) and living material from the Hague (autumn 1914).

I have not been able to obtain the newly hatched caterpillars of this species. The youngest are of December 19th 1914. They were found in a nest on *Hippophaes rhamnoides* Linn. and as in the course of their development they cast the skin four times, and were only 4 à 5 mm. long, I have described them as instar *I*.

Instar *I*. Duration at least 130 days, they hibernate. The first moulting took place on April 27th. Length 4 mm. Tubercula formed like warts.

The setae are not plumed, ± 1 mm. long.

The colour pattern is very intricate, there is a distinct median dorsal line.

Prothorax. Both the *v. dorsales* from the left to the right are connected by a distinct prothoracic shield. The *v. subdorsales* are

also connected by a shield which is smaller, however, than the former.

The *v. suprastigmalis* projects very much.

Small *v. infrastigmalis*, very large *v. basalis*. No v. pedalis.

Mesothorax and *Metathorax*. *V. dorsalis*, *v. dorsolateralis* and *v. suprastigmalis* all equally large. No v. infrastigmalis. Very large *v. basalis*. On the median side, close to the leg a small *v. pedalis*.

Abdomen 1, 2. *V. dorsalis* large, united with that of the other side. They have a dense bundle of coloured setae, length ± $^1/_2$ mm.

V. subdorsalis smaller than on the other segments. *V. suprastigmalis*, and *v. infrastigmalis* are very large, *v. basalis* small and *v. pedalis* also.

Segm. 3, 4, 5, 6. *V. dorsalis* is wanting in most individuals. Very large *v. subdorsalis*, large *v. suprastigmalis* and *v. infrastigmalis*. Elongated but very slender *v. basalis*, and on the front edge of the leg a small *v. propedalis*, on the leg some setae.

„ 4 and 5. *V. dorsalis* is present and is even rather large.

„ 6. *V. dorsalis* is small and between the *v. subdorsales* is a median brown elevation.

„ 7 = 6. *V. pedalis*, however, is placed more backwards, about on the spot where the legs are joined to the segments 3—6.

„ 8 = 7, without the median elevation. *V. basalis* is closer to *v. pedalis*.

„ 9. V. dorsalis is absent and *v. infrastigmalis* is small; the *v. subdorsales* of the left and right sides are united into one shield. For the rest as 8.

„ 10. Small but strongly projecting *v. subdorsalis*, *v. suprastigmalis*, *v. infrastigmalis*. No v. basalis and very small *v. pedalis*.

Instar *II* = *I* but the prothoracic shield has disappeared and the setae are distinctly feathered except the scattered ones on the legs. The v. dorsales of the segments 6 and 7 have disappeared. *V. suprastigmalis* is divided into two parts as in *Lymantria dispar*. This I consider to be a coalescence of *v. suprastigmalis* and *v. poststigmalis* and I think I could also observe this in Instar *I*.

Instar *III*, *IV*, *V* = instar *II*.

During instar *V* a dark spot is generally present on the meso-

and metathorax, on the place where the stigma should have occurred, if it had been placed on the back edge of the segment, as is the case on the prothorax. At first I considered this spot to be a rudimentary stigma, but after having read Boas (1899) and after a repeated examination, I take it to be a transparant wing-rudiment. The appearance of this spot in Instar *V* proofs the latter suggestion to be the right one.

Orgyia antiqua Linn.

Most writers only mention the beautiful colours, the pencils and the tussocks of this larva, these attributes being generally found in the members of this family.

The principal statements are:

Buckler (III, p. 11 and 12) gives an excellent description of the fullgrown caterpillar, but of course without mentioning the position of the tubercula. Of the first stages, however, he says very little. Thus for instar *I* he only mentions that the tubercula are black, and that after the fourth moulting (instar *V*) they are red. The tussocks on the segments 5 and 6 in instar *IV* show a kind of black hue, those on 7 and 8 a sort of white. After the 4th moulting they are all white, later on, during this stage, they become brown. In instar *I* a broken subdorsal line was seen.

His drawings (Pl. XXXIX, fig. 1, 1*a*, 1*b*) give different variations of colour. My specimens agree for the greater part with fig. 1. It seems to me that his fig. 1*b* shows the same mistake as that of Hübner.

Hofmann-Spuler (1910) says that the ♂ caterpillars are smaller and that they have yellow bristles on the back, whilst the large ♀ caterpillars are provided with yellow-brown bristles. In this he agrees with Swammerdam (1737). His drawings (Pl. 15, fig. 25*a b*) are very bad.

Jacob Hübner gives as a frontispiece to his book in four volumes on caterpillars, a drawing of *Orgyia antiqua*, of which the length of the body without the setae is 11 cm. and with the setae 21 cm. The drawing is certainly large enough to justify the expec-

tation of a great accuracy in the arrangement of the tubercula. On examining it closely, however, one sees that on each segment a verruca is left out. *V. suprastigmalis* was drawn excessively large and thereby the *v. infrastigmales* were placed too low, so that no room was left for a *v. basalis*, though the legs are plainly visible from the side and it should therefore have been represented. On the prothorax *v. subdorsalis* has not been drawn, though in reality it is present, and the false impression is given that *v. dorsalis* is as much developed as *v. suprastigmalis*. In fact the latter projects a considerable distance from the body and the former is visible as a median protuberance on the base of it.

I have treated this case somewhat in detail, because it shows that the confidence, which I originally placed in existing illustrations, was misplaced.

Dyar (1894) defines the *Lymantridae* with the following words:

"Not more than one tuberculum on the third annulet and only six above the base of the leg.

"Not more than two tubercula on the middle annulet, and generally one on the third; one prothoracal shield.

"Tubercula IV and V (*v. poststigmalis* and *v. infrastigmalis*) far from each other or IV has disappeared. Tubercula with many setae, no setae on the skin."

Packard (1889, p. 55—59) gives the fullest description.

As has already been observed, he describes only four stages, whilst Buckler gives five; my investigation has also shown me that there are five different instars.

Packard gives as the most important results:

Instar *I*. Duration 7—8 days. Length 4 mm., tubercula black, the middle ones on the thoracal segments smaller than the lateral ones. Setae thinly spinose, very long. The two glands on the abdominal segments 6 and 7 not clear.

Instar *II*. Duration 4 days. Length 6—8 mm. Tubercula black; except the two large lateral ones on the 1st thoracal segment which are red at the base. The glands are coral-red. There is a subdorsal line which is not quite complete. Towards the end

of this stage there appear some plumed setae on the dorsal tubercula of the 8th (abd.) segment and sometimes on the same tubercula of the 1st and 2nd (abd.) segments.

Instar *III*. Duration 5 days. Length 10 mm. The lateral tubercula of the prothorax are of a pale Indian red, with black in between and form a pencil of plume-like setae which grow thicker towards the end and which are as well developed proportionally as those of the full-fed larva.

The four median dorsal tufts are well developed, the two front ones are deep brown, the two back ones are white. The 8th (abd.) segment also has a long pencil of plume-like setae. All the lateral tubercula are of a bright flesh-coloured red. With some the colour of the dorsal tufts changes.

Instar *IV* (= last). Duration 7—14 days. Length 17—? mm. The ♂ ones sooner develop into pupae than the ♀. The dorsal tufts become pale buff-yellow. The tubercula are of a bright coral-red, except the dorsal ones of the segments 2 and 3 which are of a bright yellow.

The data which Packard gives make it appear that this larva only possesses four instars in America. The report of the 2nd moult on May 22nd (p. 55) is probably due to a mistake, apparently the 1st moult is meant, as the hatching took place on May 15th.

Orgyia antiqua Linn. Plate XII, fig. 1—6.

Material in alcohol from June till August 1915 and of instar *I*, *II* and *III* also of June 1914. Collected at the Hague and Groningen.

Instar *I*. Duration 6 days. Length 3 mm. At the hatching the head is black, the tubercula are light grey, they get coloured half an hour later and become black.

The colour-pattern is very intricate, but the colours are not proof against the influence of alcohol. This is also the case during the following stages, so that I do not mention them here. See Packard (1889, p. 55—59).

The *r. subdorsales* are triangular and the setae which are fixed

on them point in all directions. The other verrucae are mostly elliptical with a long horizontal axis. The setae are arranged more or less in one line, the middle seta is mostly the longest and the others get symmetrically smaller in regard to this one. The longest setae are born by the *v. suprastigmales.* The setae are not plumed.

Prothorax. There is a small *v. dorsalis*, a very large *v. subdorsalis* which is connected with the corresponding verruca of the other side by a black coloured prothoracic shield. By this the small *v. dorsales* get united. Moreover, there is a rather large *v. suprastigmalis* which projects a good deal, a *v. infrastigmalis*, which has an offshoot pointing towards the dorsum, which perhaps corresponds to the missing *v. prostigmalis* and a *v. basalis* just over the beginning of the leg.

Mesothorax and *metathorax.* There occur: *v. dorsalis*, *v. dorsolateralis*, a little larger than the *v. dorsalis*, *v. suprastigmalis*, *v. infrastigmalis* and a small *v. basalis.* The setae on these segments are shorter than those on the other. One might be inclined to think that *v. dorsolateralis* owed its origin to the shifting of *v. subdorsalis.* This verruca on the mesothorax and metathorax is placed in front of *v. dorsalis* and on all the abdominal segments *v. subdorsalis* lies behind it. Besides in other families the same arrangement occurs as in this one, but then there is also a verruca or seta in the place where *v. subdorsalis* lies. For these two reasons I think that the name of *v. dorsolateralis* deserves the preference. (See Chapter IV).

Abdomen 1, 2, 3, 4. There are a small *v. dorsalis*, a large *v. subdorsalis* which is prolonged in a triangle towards the oral side, beneath the *v. dorsalis* a *v. suprastigmalis* which has the longest setae, a *v. infrastigmalis* and a small *v. basalis.*

Segm. 5. *V. dorsalis* is very small in some individuals and totally absent in others, for the rest as on the abdomen 1.

„ 6. *V. dorsalis* is very small and generally bears only one short seta, for the rest = 1.

„ 7 = 1. In some individuals *v. dorsalis* has been partly split into separate setae.

Segm. 8 = 1. Two *s. basales*.

„ 9. No v. dorsalis, *v. subdorsalis* and *v. suprastigmalis* very large and strongly projecting, *v. infrastigmalis* about as large as on 8, a wreath of *s. basales*.

„ 10. It is difficult to reduce the verrucae to the pattern of the former segments. I consider the wart under the anal opening as a *v. infrastigmalis*.

It seems to me that the two *setae basales* of segm. 8 are pseudo-primary ones. If the newly-hatched larvae are examined many individuals with a well developed wart are found. Most parts do not become coloured, but only the two extreme setae. I do not think therefore that this case should be taken as a proof of the thesis that warts have taken their origin from simple tubercula, but I think we have to deal with the secondary dissolution of a wart into simple setae.

The two dorsal glands which are so obvious in the following instar on the segments 6 and 7 are faintly visible.

Instar *II*. Duration 10 days. Length 6 mm.

All the setae are short-plumed, the side branches arise at irregular distances. The form of most warts is about the same as of those of instar *I*. The setae are not very different in length.

Prothorax. *V. dorsalis* is small and is connected with that of the other side by an indistinct prothoracic shield; a very small *v. subdorsalis* which is remarkable in connection with the size it possesses in instar *I*, neither is it connected anymore with the prothoracic shield. *V. suprastigmalis* is very large and projects considerably. On it are the longest setae (2 mm., short feathered) and between these are mostly five short ones, which are much thicker and have longer plumes. It is an exception when they are longer than $^3/_4$ mm. *V. infrastigmalis* is small and is no longer so tall, *v. basalis* too is small.

Mesothorax and *Metathorax*. We find the following small warts: *v. dorsalis*, *v. dorsolateralis*, *v. suprastigmalis*, *v. infrastigmalis*, *v. basalis*.

Abdomen 1. *V. dorsalis* is small, *v. subdorsalis* very large with

longer setae ($1 \frac{1}{2}$ mm.) than in instar *I*, *r. suprastigmalis*, *r. infrastigmalis* and *r. basalis* about as in instar *I*.

Segm. 2 = 1, but *r. subdorsalis* is still larger and grows along the ventral edge of *r. dorsalis* in the oral direction.

„ 3, 4 = 1, but on the leg we find a black spot with a number of small setae which are only partly plumed. This spot I consider to be a modified *v. pedalis*.

„ 5 = 1, but v. dorsalis is wanting.

„ 6 = 3, but v. dorsalis is absent and in the median line a red elevated gland is visible, which has the form of a champagne-cork.

„ 7 = 6, but there is no v. pedalis.

„ 8 = 7. Without the gland. The two *v. subdorsales* of the left and right sides are placed very closely together and also have the particular setae mentioned in segment 1.

„ 9, 10 = 7. Moreover, the wart of segment 10 of instar *I* which was considered to be *v. infrastigmalis* is well developed.

Instar *III*. Duration 11 days, length 10 mm.

Prothorax. There is no longer a prothoracic shield. *V. dorsalis* is small, lying against the median side of the very large, far projecting *v. suprastigmalis*. On the top of the last wart we find short plumed setae of a length of ± 2 mm. Amidst these are shorter ones (± $1 \frac{1}{2}$ mm.) of which the side branches are a little longer. Towards the end of the setae these side branches grow somewhat longer and thicker and are placed more closely together. Each of these peculiar setae reminds one a little of a French plumeau (feather mop) or of one of the feathers on the head of a *Goura victoriae*. *V. subdorsalis* is small, *v. infrastigmalis* large, *v. basalis* very small.

Mesothorax and *Metathorax* as in instar *II*.

Abdomen 1, 2. *V. dorsalis* and *v. subdorsalis* have united with each other and also with those of the other side. This method of origin is still clearly visible. They bear one tuft of setae, ± 1 mm. long, which show longer and thicker side-branches than the setae generally possess, and they are of a deep brown colour.

V. suprastigmalis is large, just as *v. infrastigmalis*. The setae of these tubercula are ± $2^1/_2$ mm. long. *V. basalis* is small.

Segm. 3, 4. *V. dorsalis* is absent, the *v. subdorsales* of the left and right sides have coalesced. They have setae as those of segment 1, but are a little shorter and are white in colour. For the rest as in instar *II*.

„ 5. *V. dorsalis* is absent, the other tubercula as in instar *II*.

„ 6, 7 as in instar *II*.

„ 8. The two *v. subdorsales* of the left and right sides are united, but not coalesced. They project higher than in instar *II*. The setae closely resemble those of the segments 1 and 2.

„ 9, 10. *V. infrastigmalis* of 10 remains large.

Instar *IV*. Duration 8 days. Length 15 mm.

Prothorax. *V. dorsalis* is small and is now to be found as a protuberance placed in the median line on the base of the strongly developed *v. suprastigmalis*. On its top is a black spot on which are implanted short plumed setae, ± $3^1/_2$ mm. long and two tufts of plumose setae viz. ± $1—1^1/_2$ mm. and ± $2^1/_2—3$ mm. long. Each group consists of ± 6—10 setae. There are no transitions between these two, so that they clearly form two storeys. The longest ones also have the largest side branches. The other tubercula are as in instar *III*.

Mesothorax and *Metathorax*. As in instar *III* but *v. dorsolateralis* has grown smaller.

Abdomen 1, 2. The four warts which in instar *III* began to coalesce, now form a whole. For the rest as in instar *III*.

Segm. 3, 4 = 1. It should be observed that here *v. dorsalis* has not been united with the median shield, but has disappeared. The colour and the form of the setae now agree with those of segment 1.

The other warts on this segment and on the following segments correspond with those of instar *III* but:

„ 8. The two *v. subdorsales* are almost united and between the many plumed setae some plumose ones are found as on the prothorax.

Instar *V*. Duration 10—20 days. Length 23—30 mm. For this stage I made an exception where the drawings are concerned. I did now draw the objects themselves under the microscope with the aid of a camera, but took the outline of Jacob Hübner's old frontispice (1766) and in this entered the different tubercula. The changes are not so great as in instar *IV*.

Packard does not describe this stage (see p. 76).

Prothorax. The plumose setae have a length of 5 and 10 mm. and stand out above the short feathered setae.

Mesothorax and *Metathorax*. As in instar *IV*.

Abdomen 1. *V. infrastigmalis* has a tuft of bright yellow setae, ± 7 mm. long, short plumed, for the rest as in instar *IV*.

Segm. 2 = 1. *V. infrastigmalis* is provided with a little group of plumose setae, the length of which is ± 7 mm.

„ 3 to 7 as in instar *IV*.

„ 8. The *v. subdorsales* have a tuft of setae of different forms. Between the short plumed setae which are more than 7 mm. long, we find plumose ones of a length of ± 10 mm. and long feathered ones, ± 5 mm. long. Further as in instar *IV*.

„ 9. The *v. subdorsales* are not united and have each a tuft of very long, short plumed setae and some (2 to 4) plumose ones, the length of which is 5 mm.

The differences between Packard's views and mine follow here in a short synopsis.

Packard.

Setae are already spinose in instar *I*.

The feathered setae towards the end of instar *II* on segment 8.

The plumed setae in proportion as large as on the full fed caterpillar in instar *III*. They appear at the same time on the prothorax and segment 8.

Whole duration of all the instars as caterpillar: 23—30 days. Three moults.

Schierbeek.

In instar *II* spinose or plumed setae for the first time.

Immediately after the moult on prothorax and segment 8 setae which differ from the rest. The plumose ones shorter than the ordinary setae in instar *III* and *IV*. Those of segment 8 only come in instar *IV* and are still very short.

Whole life as caterpillar is 45—55 days. Four moults.

I hope that these differences may give rise to new investigations. It also seems to me that the histological structure of these setae and the manner of their origin within the more simply organized ones of the former instar, are worth while examining.

I draw attention to the fact, that J. H. Kruimel in his investigations on the feathers of the Gallinae (1916) also found a more composite structure in the successive "editions of feathers" which appear after the different moults.

Family *Lasiocampidae*. Fracker (1915, p. 103) thinks there are too many setae to be able to describe them. Some genera are characterised by a dorsal horn on segment 8.

Dyar (1893 *b*) has described different kinds.

Lasiocampa rubi L., Plate XI, fig. 6, 7.

Material in alcohol of the three last instars of the caterpillars (i. e. instar *III*, *IV*, *V*), collected at Groningen, in the summer of 1913.

Instar *III*. Length 27 mm.

The whole body is covered with widely spread setae of about $^1/_2$ mm. long. The tubercula are black, have the form of warts and possess many unfeathered setae, which are about $1\,^1/_2$ mm. long.

Prothorax. No prothoracic shield, but there is an elevation between the three following verrucae. This elevation, however, is not black and the setae are as large as on the remaining surface of the body.

There are: *v. dorsalis*, *v. subdorsalis*, *v. suprastigmalis*, placed very high; *v. prostigmalis*, *v. basalis*, smaller *v. propedalis* and *v. postpedalis*.

Mesothorax and *metathorax*. *V. dorsalis* and in front of it a *verruca*, which is not coloured black and bears setae, which are about 1/2 mm. long. *V. subdorsalis*, *v. suprastigmalis*, *v. prostigmalis*, *v. basalis*.

Abdomen 1—9. *V. dorsalis*, *v. subdorsalis*, *v. suprastigmalis* which is placed very low; *v. prostigmalis*, *v. infrastigmalis; v. basalis* very large. On the fore-part of the segment *v. propedalis* is located. The proleg is coloured dark and bears setae of 1 mm. in length. All the abdominal segments bear the same pattern, with the understanding that segm. 1, 2, 7 and 8 bear a *v. pedalis* as well.

Segm. 10. The arrangement in my specimens is not very clear. I do not believe that there is a segment 11.

Instar *IV*. Length 33 mm. The whole body is now covered with irregularly spread verrucae between which there are also placed setae on the skin. I could not distinguish the primary verrucae. The segment is now divided into four rings. The first three especially bear the verrucae.

Instar *V* as *IV*.

Recapitulation. The third instar of the caterpillars bears a regular pattern of warts. The setae are not feathered. Between these verrucae are spread shorther setae. The pattern agrees with that of other families. There is no v. dorsolateralis, but we also find *v. subdorsalis* on the meso- and metathorax.

In the *IVth* instar no pattern is discernable. The number of verrucae has increased considerably. The appearance of *v. subdorsalis* on the mesothorax and metathorax may perhaps be ascribed to the same secondary augmentation of verrucae. An examination of the first two instars may possibly give an explanation of this fact.

Family *Endromidae*. Fracker (1915) does not describe this family.

Grote (1896) describes the verrucae as those of *Bombyx mori* instar *I*, i. e. type **I.**

Packard (1905, p. 40) says that the fullgrown larva of *En-*

dromis vesiculosa is smooth, without any hairs or only minute ones. The ontogenesis is therefore probably like that of *Bombyx mori*.

Family *Bombycidae*. The caudal horn does not resemble that of the *Ceratocampidae* according to PACKARD (1905, p. 20).

This family is to be considered as originating from the *Lasiocampidae*.

DYAR (1896*b*, p. 140) says that "*Bombyx mori* has true warts of the typical lasiocampid pattern".

GROTE (1896) pointed out, that the warts of instar *I* resemble those of *Endromis*.

SASAKI (1898, p. 33 sqq.) says that the dorsal horn in instar *I* is already a single median wart and this not only on *B. mori*, but also on *Theophila mandarina*, which is considered to be the primitive wild form.

PACKARD (1905, p. 40 sqq.) says that stage *I* has warts, later on the body is smooth or with minute hairs.

The genus *Ocinara* has a horn. (See i. a. HORSFIELD and MOORE).

FRACKER (1915, p. 102) says that the setae are so reduced as to be of little value in identification.

In the literature the assertion is very often met with that *Bombyx mori* is naked. It is remarkable that this species, which has been cultivated in such large quantities and is one of the few insects which have become domesticated, has been observed so insufficiently. Although indistinct, the old pattern of the verrucae remains visible to the last moment of the larval stage.

Bombyx mori L., Plate XI, fig. 1—5.

Material in alcohol at Groningen 1914, many specimens collected every day, so that I had a very extensive collection at my disposal.

Instar *I*. Duration 40? days. Length 4 mm. The setae are not feathered, about 400 μ long. They are only placed on tubercula. Most of the swellings are verrucae with four or five setae, but *s. subdorsalis*, *s. poststigmalis*, *s. infrastigmalis* remain separately

visible. At about the time of the first moulting the *verrucae dorsales* of the abdominal segment 9 begin to stretch themselves, and rise to the "caudal horn" which reminds us somewhat of that of the *Sphingidae.*

Prothorax. Verruca dorsalis large, with four or five setae; *seta subdorsalis*, *v. suprastigmalis*, not distinctly confined, but there are three to six setae placed together; *v. prostigmalis* with three setae, *v. basalis* with three setae, *s. propedalis*, *s. postpedalis*, some small setae on the leg, and *s. ventralis.*

Mesothorax. V. dorsalis and *v. dorsolateralis* large, each with five or six setae, *s. suprastigmalis*, *v. prostigmalis* with four setae, *v. basalis* with four setae. *S. propedalis*, *s. postpedalis*, *s. ventralis.*

Metathorax = *mesothorax*, but sometimes there is a median dorsal seta.

Abdomen 1, 2. Here too this medial dorsal seta is sometimes found.

V. dorsalis large with four setae, *s. subdorsalis*, *v. suprastigmalis* large with four setae, *s. poststigmalis*, *s. infrastigmalis*, *v. basalis* with four setae; two or three *s.* (*pro-* et *post*) *pedales*; *s. ventralis.*

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1 and 2, but *v. propedalis* bears two setae, and on the leg one finds at the front and the back edge two pigmental spots with one or more small setae; *s. poststigmalis* bears very often two setae, but this is not a constant feature, neither is it so on the successive segments of one individual.

„ 7, 8 = 1 and 2, but *s. poststigmalis* has often been doubled. The newly-hatched larva directly bears a *v. dorsalis* on segment 8, which is higher and larger than the other verrucae. That it is a *v. dorsalis* appears from the *s. subdorsalis*, placed behind it. The two *v. dorsales* of the right and left sides are united. When the length of the caterpillar is 4 mm. this verruca is 50—60 μ. high. It soon grows to the double height, whereas the length of the caterpillar increases only very little.

When the caterpillar is a fortnight old, it is about 6 mm. long and the *v. dorsales* have already attained a height of

about 500 μ. In other words: while the caterpillar only grows 50°/₀, the *v. dorsales*, which soon become united, have attained a length of ten times their original one.

Segm. 9. *V. dorsalis* is very large with four setae, *v. suprastigmalis* is reduced to one seta; s. subdorsalis has disappeared, as also have s. poststigmalis and s. infrastigmalis; *v. basalis* with four setae; two setae on the ventral side I should like to call *s. propedalis* and *s. ventralis.*

„ 10. *V. dorsalis* upon the anal flap with four setae, below it a very large verruca, which has possibly taken origin from a consolidation of *v. suprastigmalis* and *v. basalis* (five setae); two *s. propedales*, *s. ventrales.*

No 11th Abdominal segment can be detected.

Instar *II.* Duration a fortnight. Length 8 mm.

On the whole the same verrucae as in instar *I*, but whilst there they are distinctly confined and have dark pigments, here they consist of a small elevation of the surface, of the same colour as the rest of the body. Upon this elevation stand a number of setae, which are about 400 μ long and which therefore have not grown. The whole surface is covered by irregularly spread secondary setae, about 100 μ long and therefore distinctly contrasting to the primary ones.

Prothorax. Verruca dorsalis with five setae, *s. subdorsalis*, *s. dorsolateralis*, *v. suprastigmalis* with two setae, *v. prostigmalis*, with four setae, *v. basalis* with five setae, *s. propedalis*, *s. postpedalis*, *s. ventralis.*

Mesothorax. V. dorsalis with six setae, *v. dorsolateralis* with four setae, *v. suprastigmalis* with three small setae or already totally vanished, *v. basalis* with five setae, *s. propedalis*, *s. postpedalis*, *s. ventralis.*

Metathorax = *mesothorax*, but *v. suprastigmalis* has almost disappeared.

Abdomen 1. *V. dorsalis* with two to four setae, *s. subdorsalis*, *v. suprastigmalis* with four setae, no v. or s. poststigmalis and infrastigmalis, *v.* (*pro*)*pedalis* with four setae, *s. ventralis.*

Segm. 2 = 1, but s. subdorsalis is absent.

„ 3, 4, 5, 6 = 1. but s. subdorsalis is absent, *v. infrastigmalis* often consists of one or two setae; and on the segments 3 and 4 there is often a *v. poststigmalis* with four setae; *v. basalis* with six setae; the pigmental spots on the leg have increased in size and bear many short setae.

„ 7 = 1.

„ 8. The "caudal horn" has become entirely median, and its formation by the blending of the two *v. dorsales* is no longer clearly visible. It is now 600 μ high, perhaps *s. subdorsalis* is united with it, else it has disappeared; further there occur *v. suprastigmalis* with three setae, *v. basalis* with four setae, *v. ventralis* with two setae, of which the most lateral one is perhaps *s. propedalis*.

„ 9. *V. dorsalis* is formed by the union of the right and the left one. It is now 300 μ. high and resembles that of segment 8, but is smaller; no s. subdorsalis, *s. suprastigmalis*, *v. basalis* with four setae, *s. propedalis*, *s. ventralis* (see abd. 8).

„ 10. *V. dorsalis*, with four setae; *s. subdorsalis*; one spot with setae under the anal opening, probably agreeing with *v. basalis*, *s. propedalis* and on the leg three *s. pedales*.

Instar *III*. Length 9 mm.

In these and the following instars all verrucae and setae remain entirely as during instar *II*. To prove this, I drew the abdominal segment 5 of instar *V*, i. e. after the last moulting (Length 40 mm.).

Distinguishable are still: *v. dorsalis*, with three setae, placed immediately beside that of the other side and behind this a black spot; *s. subdorsalis*, *v. suprastigmalis* with three setae; *v. basalis* with five setae. Further the whole leg is covered with long setae; namely more than 1000 μ long, whereas the remaining primary setae are about 500 μ., and the secondary ones about 100 μ. So we see that a very insignificant growth of the primary setae has taken place, namely of 400—500 μ., whereas the body has grown from 4 to 40 mm. and during instar *V* to about 80 mm.

Summary.

In instar *I* distinct, black verrucae occur, most of them with three or four setae, some of the tubercles bear one seta and are probably already reduced, as they sometimes have two setae. The pattern on the abdomen agrees with type **I**, on the thorax with type **II**.

In instar *II* we see the secondary setae, and the verrucae are partially dissolved, but they are still visible. This is the case during all the instars of the caterpillars. The primary setae grow very little, the secondary do not grow at all, except on the abdominal legs.

The caudal horn is formed by the left and right *v. dorsales* of segment 8.

Family *Brahmaeidae*.

PACKARD (1905, p. 43) thinks that this family is the most specialized of the SYMBOMBYCINA. They have in instar *I* multisetose warts, which they lose after the first moult, as is clearly seen in *B. japonica*. PACKARD (1915, Pl. XXXIV).

In the first instars there is a caudal horn, which later on disappears. I had no material for investigation.

According to PACKARD (1893, 1905) the families we discussed just now have descended from the hairy *Notodontidae*, in particular from the *Ichthyarinae* and *Apatelodinae*. PACKARD says that in the first instar they all have warts which in a few cases they retain, but nearly always lose after instar *I*. They also agree in the pupae and imagines.

If this view is right, we have here a case of the development of setae into verrucae which, however, are soon supplanted by secondary setae. These can be very long (*Lasiocampidae*) but also very short. (*Bombycidae*).

As in the other group, the SYSSPHINGINA, a caudal horn is developed on segment 8, but here it is soft and fleshy. And as in the last mentioned group, this horn may disappear again, as is the case with the *Brahmaeidae*.

Consequently a complete parallelism exists between these groups. Of course another arrangement may also be conceived, in which the "horned" ones are placed together.

In this case, however, difficulties would be met with in regard to the warts.

The SYSSPHINGINA descend from forms (PACKARD 1905, p. 44) which bear tubercles not producing more than a single setae. The primary groups of the *Notodontidae* viz. *Notodontinae*, *Heterocampinae* and *Cerurinae* have already been discussed with the family.

Family *Ceratocampidae*. Two of the three volumes of PACKARD's work have been devoted to this family. Of a great many caterpillars complete descriptions are given (1905—1914).

The caudal horn deserves to be specially mentioned. In *Adelocephala* it has arisen [as is clearly visible in PACKARD's figure, 1905, Pl. XLV, fig. 3] from the *s. dorsalis* of segment 8. It ends in two setae, exactly as in the *Sphingidae*. On the mesothorax and the metathorax too, the *s. dorsales* have increased enormously and are bifurcated. The ordinary setae change during the following instars into spinose ones, whilst the caudal horn loses the two setae at the end and then forms one single, purely median projecting part.

Syssphinx and *Eacles* have the same ontogenesis. In *Anisota* a median dorsal horn is developed on the metathorax from the *s. dorsales* and a median tuberculum on the 9th abdominal segment apparently from the *s. subdorsales*. *Citheronia* has many setae developed into large scoli, as well on the thoracic as on the last abdominal segments.

Except in the *Ceratocampidae* these scoli only occur on the *Hemileucidae*, the *Saturniidae*, the *Nymphalidae* and the *Heliconiidae*. PACKARD thinks with FRACKER (1915, p. 120—126) that this is of great importance and I am inclined to agree with them. It seems to me that the dorsal horn on the 8th abdominal segment too is of great importance in judging of the relationship. The number of the scoli varies greatly, secondary setae may be found or not. See FRACKER (1915, p. 121—123).

Family *Hemileucidae*. PACKARD (1914, p. 77–151, Pl. XX–XXXI). FRACKER (1915, p. 122). The setae are partly bifurcated and situated on very long and thin tubercula, some of them bear a spinose character and are short and forked. The latter are developed from the former e. g. *Hemileuca maia*. (PACKARD, 1914, Pl. XXII). They are arranged as on the *Saturniidae* i. e. Type **I***a*. *S. dorsalis* is still to be found on the abdomen of *Pseudohasis eglanterina*.

Family *Saturnidae*. WEISMANN (1876) drew attention to the spots which on the larvae are different according to their places of birth. I therefore thought it right to draw these spots in their exact shape. Plate XII, fig. 14, 15.

PACKARD (1914, Pl. XXVI—XXXIII and p. 151—271). FRACKER (1915, p. 121—122). As early as in instar *I* the larvae have verrucae which later on become scoli. Secondary setae sometimes make the arrangement a little indistinct. Generally the scoli consist of a conical tuberculum on the top of which some (2—10) setae take their origin. The setae often end in a knob and they are glandular hairs. In the successive moults the number of setae often diminishes. On abdominal segment 8 the *sc. dorsales* are placed close together. Naked forms are also found, but the first instars have the above mentioned scoli e. g. *Rhodia fugax* (PACKARD 1914, Pl. XXVIII—XXIX). — POULTON (1890) mentions depressed scars on the pupa of *Saturnia carpina*. To me it seems that the *Hemileucidae* and the *Saturnidae* are side-branches, not directly connected with the *Sphingidae*. The description of *Saturnia pavonia* follows.

Saturnia pavonia. Plate XII, fig. 14, 15.

Material in alcohol, cultivated at Groningen in the summer of 1915.

Instar *I*. Length $3^1/_2$ mm. Head black. The tubercula are warts, mostly with 5—7 not plumed setae, which have a length of $\pm$ 700 μ. On the skin there are no other setae.

Prothorax. *V. dorsalis*, *seta subdorsalis*, *v. suprastigmalis*, *s. prostigmalis*, *v. basalis* with two setae.

Mesothorax and *Metathorax*. *V. dorsalis*, *v. suprastigmalis*, *v. poststigmalis*, *v. basalis* with two setae, *s. dorsolateralis*.

Abdomen 1, 2. *V. dorsalis* is the largest of the tubercula; no v. subdorsalis, *v. suprastigmalis* a little smaller than the other verrucae, *v. infrastigmalis* lying a little further towards the tail than usually. It may be that it has been derived from *v. poststigmalis* and *v. infrastigmalis*. Two *s. basales* close to each other and sometimes blended. Generally no s. pedalis.

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1. But *v. suprastigmalis* is larger and *v. basalis* bears four setae, next to each other. On the leg is a dark spot and quite at the end is a *seta pedalis*.

„ 7, 8 = 1. But *v. suprastigmalis* is about as large as the others, *v. basalis* is well developed and there is a *v. pedalis* with two or three setae.

„ 9 = 1. But *v. suprastigmalis* is not clearly defined and generally bears only one long seta and two or three short ones. *V. basalis* has two setae which are sometimes separated. No distinct segment 10.

Instar *II* and the following instars.

All the tubercula are arranged as in instar *I* and grow into scoli, but *v. basalis* is dissolved into several setae, v. pedalis disappears. Between the verrucae setae appear on the skin directly after the first moulting. When the caterpillar is full-grown they are ± $^1/_2$ mm. long, (on the abdominal legs a little longer). The setae on the verrucae are ± $1^1/_2$ mm., exceedingly thick and not plumed. Therefore three scoli occur on each segment: *sc. dorsalis*, *sc. suprastigmalis*, *sc. infrastigmalis*. Neither is the s. subdorsalis of the prothorax any longer visible.

A dark colour in the drawing of abdominal segment 5 (Plate XII, fig. 15) accurately shows the spots. They do not take their origin from the primary verrucae.

Recapitulation. The pattern hardly changes. The tubercula are scoli. There is no *sc. subdorsalis* except a very much reduced one on the prothorax. Probably it has also disappeared on the other segments and for this I refer to the *Hemileucidae*. On the mesothorax and metathorax there is no *sc. dorsolateralis*. *Sc. basalis* becomes dissolved later on.

Between the scoli we see in instar *II* small setae. In instar *I* no spots, but in instar *II* we find spots along the front and back edges of the segments, they are connected with each other by a line above the stigma. Later on they are irregular.

Family *Sphingidae*.

WEISMANN'S important study (1876) has been mentioned before in detail. Chapter II, p. 6 sqq.

MELDOLA translated this work in 1882 and drew attention to the resemblance with the flagellate organ *Papilio* and *Dicranura* possess.

W. MÜLLER (1886, p. 250) relates among other things that the horn is composed of the two primary hairs *I* = Ds. of the 8th abdominal segment and gives a drawing of it.

POULTON (1884, 1888, 1890) gave his attention to the colours of the pupae which agree with those of the caterpillars. He thinks that the horn arises from two tubercula. I intend to discuss POULTON'S opinion on the colours in the chapter on pupae.

Dr. Jur. M. C. PIEPERS published in 1889 a treatise in Dutch and in a more extensive form in German in 1897. PIEPERS, who lived for many years in the Dutch East-Indies, raised numerous *Sphingidae* from the egg. He found that the horn is very movable. [J. TH. OUDEMANS discovered the particular muscles which cause this movement]. Then he discusses the hypothesis of TH. GOOSSENS (1873) who thought that the horn serves to protect the glands by which the urine is secreted. PIEPERS thinks it is used to drive away the *Ichneumonidae* and *Tachininae*. The granulation is the consequence of a secondary disappearance of prickles so that the organ may have been a poisonous prickle formerly.

PIEPERS found also that in the beginning the horn possesses two points.

PACKARD (1890, p. 513) is remarkably short in treating this organ, but in 1905 he discusses it at length. With it he draws figures of *Ceteromia amyntor*. His Pl. XXXIV and XLII agree almost entirely with mine of *Sphinx ligustri*, in so far as there are no secondary setae except on the horn, and with *Smerinthus*

spec. as these secondary spinules are glandular setae which are bifurcated. In 1905 (p. 17—21 and p. 34—45) PACKARD worked out the relationship between the *Ceratocampidae* and the *Sphingidae*. He believed to have found a proof in the horn, which is built in a similar way, on the 8th abdominal segment.

DYAR (1894, p. 204) says only that on the 8th abdominal segment there is the dorsal tuberculum and draws attention to the position of IV and V. Tuberculum IV is placed under the stigma, tuberculum V in front of it. PACKARD (1905) follows him here, as FRACKER does in 1915.

I think there is not a single proof of a rotation of 90 degrees like that, round the stigma and I consider IV of DYAR to be in this case *s. infrastigmalis* (i. e. V) and his V as a *s. prostigmalis* i. e. as III B of Quail. Further I draw attention to the peculiar secondary setae.

I was not able to obtain FORBES' work of 1911.

Sphinx ligustri.

Material in alcohol. July 1915. Plate XIII, figure 1.

Instar *I*. Length 6 mm.

Prothorax. There are: *s. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. dorsolateralis*, two *s. prostigmales*, two *s. basales*, some small *s. pedales*. Beneath *s. subdorsalis*, at the same height as *s. dorsolateralis*, is a *s. subdorsalis inferior*.

Mesothorax. We find two *s. dorsales*, perhaps arisen from the blending of *s. dorsalis* and *s. subdorsalis*; *s. dorsolateralis* united with *s. suprastigmalis*, one *s. prostigmalis* in front of a wing rudiment, which at first I thought to be a rudimentary stigma, two *s. basales*, some *s. pedales* which are small.

Metathorax = *Mesothorax* but *s. dorsolateralis* is simple, and the wing-rudiment is not distinct.

Abdomen 1, 2. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. prostigmalis*, *s. infrastigmalis*, *s. basalis* and ventral of it two setae probably agreeing with the *s. pedalis* and *s. ventralis*.

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1. There is a *s. propedalis* and a *s. ventralis*.

„ 7 = 1 but only one *s. propedalis*.

Segm. 8. On the place of the *s. dorsales* of the left and right sides, we find the median caudal horn which is white directly after the birth and gets black later on. The skin has totally changed on this spot and is covered with numerous, irregularly placed small setae.

I do not think that the caudal horn has exclusively been developed from the two *s. dorsales*, which are distinctly to be seen on the top, as two knobs each with a seta, but I am inclined to consider it as a protuberance which has lifted up the *s. dorsales* on its top.

Besides the horn we find in the usual order: *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. prostigmalis*, *s. infrastigmalis*, *s. basalis*, and *s. propedalis.*

„ 9 = 1. But s. infrastigmalis is absent, there is only one *s. basalis* and one *s. propedalis.*

„ 10. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis* and *s. suprastigmalis* on the anal-flap; there is a *s. prostigmalis*, s. infrastigmalis is absent, one *s. pedalis.*

„ 11. Just under the anal-flap a large tuberculum with setae. The seta under it we might take as *s. basalis* of segment 10, but in connection with the reduced number of setae of segment 9, this does not seem probable to me. I consider this tuberculum to belong to the ventral part of 11.

Instar *II* and the following instars.

The primary tubercula and setae have disappeared. The skin is totally covered with small tubercula placed in vertical rows, each of which has a very short seta.

Recapitulation. Instar *I* has a primitive setal-pattern, which is nearly the same as that of the other families. The caudal horn has arisen on the place of the left and right *setae dorsales* which remain visible on the top. With some exceptions (meso- and metathorax) which it is easy to explain, the tubercula bear one seta.

There is no s. poststigmalis, but we find on the abdominal segment a *s. prostigmalis.* In instar *II* this pattern is lost and

then the caterpillar acquires secondary setae which are so short and homogeneous that it seems to be naked.

Smerinthus tiliae.

Material in alcohol. July 1915. Plate XIII, Fig. 2*a*, *b*.

Instar *I*. Length 3 mm.

The head is very large. Besides the tubercula described below, the whole body and the caudal horn too, are covered with irregularly placed small setae, the length of which is ± 50 μ. With a low power it looks as if they are bifurcated at the end as has been figured by SHARP (II, p. 359) for instar *I* of *Euchloe cardamines* and by PACKARD (1905) for that of *Ceteromia amyntor*. Highly magnified they appear to consist of a couple of bigger rays and a number of thinner ones, all protuding from the upper part of the seta. The whole thing might be compared with an umbrella turned upside down of which some of the ribs are thicker than the other. Plate IV, fig. 2*a*.

The primary tubercula are not black in reality: the black in the figure is only intended to draw attention to them.

Prothorax. There are *s. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis* or *s. dorsolateralis*, as it stands a little lower than one might expect at first sight, *s. prostigmalis* and *s. infrastigmalis*, two *s. basales* placed next to each other, some smaller *s. pedales*.

Mesothorax and *Metathorax*. *S. dorsalis*, *s. suprastigmalis* or *s. dorsolateralis*, *s. prostigmalis*, two *s. basales*, a few smaller *s. pedales*.

Abdomen 1. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. prostigmalis*, *s. infrastigmalis*, two *s. basales*, one of which agrees with *s. pedalis*.

Segm. 2 = 1. One *s. basalis*.

„ 3, 4, 5, 6. 7 = 2 i. e. one *s. basalis* and one *s. pedalis*.

„ 8. We must consider the caudal horn as in the case of *Sphinx ligustri*. The skin is continued in unaltered condition over the horn and bears the same umbrella-shaped setae, for the rest as with 2.

Segm. 9 = 2, but s. infrastigmalis fails.

„ 10. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis* and *s. suprastigmalis* on the anal flap, under it *s. prostigmalis;* s. infrastigmalis is absent, one *s. pedalis.*

„ 11. Behind the anal flap is one tuberculum belonging to the dorsal part of segment 11.

Instar *II.* The pattern described above is totally absent here. The skin is covered with the tubercula described for *Sphinx ligustri.*

Recapitulation. The setal pattern of instar *I* quite agrees with that of *Sphinx ligustri*, only the *s. dorsolaterales* or the *s. suprastigmales* on the thoracic segments are wanting.

The caudal horn just as in *Sphinx ligustri* originates by a median protuberance of abd. segm. 8 under the left and right *s. dorsales.*

Between these primary tubercula we find small umbrella-shaped setae.

In instar *II* this whole pattern has disappeared just as the particular setae which have been replaced by small ones of the ordinary form.

Smerinthus populi Linn.

Material on alcohol. July 1914. Plate XIII, fig. 3a, b.

Instar *I.* Length 4 mm.

The whole surface is covered with the small umbrella-shaped setae, which I described for *Smerinthus tiliae.* The primary tubercula and setae are wanting except:

Prothorax. S. infrastigmalis, one *s. basalis.*

Mesothorax and *metathorax.* One *s. basalis.*

Abdomen 2. *S. infrastigmalis*, *s. basalis*, *s. pedalis.*

Segm. 3, 4, 5, 6. *S. basalis*, *s. pedalis.*

„ 8. The caudal horn bears no other setae but the umbrella-shaped ones, and is very short. Further one *s. basalis*, just as on 9 and 10.

Instar *II.* We only find the small tubercula and setae described for *Smerinthus tiliae* and *Sphinx ligustri.*

Recapitulation. The homogeneous setae together with the umbrella-shaped ones, which in *Smerinthus tiliae* are found by the side of the primary pattern, have almost entirely replaced the old pattern in instar *I*. In instar *II* it is replaced by short setae.

Pterogon proserpina Pall. and *P. gorgoniades* Hb. in the collection KALLENBACH are homogeneous in the two last stages and are covered with thin and small setae.

Macroglossa stellatarum L, *M. croatica* Esp., *Hemaris scabiosae* Z. and *H. fuciformis* which are all in the collection KALL. as the last instar of caterpillars, are naked.

Family *Lithosiidae*. The setae and verrucae are arranged according to type **I**, the same as in *Arctiidae*.

FRACKER (1915, p. 118) saw no other species than those with setae instead of verrucae. This family is therefore probably rather primitive. *Rho* on the abdomen and *Pi* on the mesothorax and metathorax are double and from this FRACKER concludes the reduction of the verrucae to setae.

The collection KALL. had no material for investigation.

Family *Arctiidae*. In this family the arrangement of the verrucae is very distinct, so that DYAR (1894) gave the name of Arctian type to an arrangement which almost completely agrees with Type **I**.

FRACKER (1915, p. 114—118) gives a table of genera with which he himself is not satisfied.

This writer thinks that the genera *Doa* and *Utetheisa* are reduced, as they only bear setae and no verrucae. I might add *Hipocrita* (*Euchelia*) but think that this condition should rather be considered as something primitive.

To prove his opinion he says (discussing the *Noctuidae*, l. c. p. 113) that *Doa* possesses a multisetiferous leg-plate and that the *Pi*-group on the metathorax of *Utetheisa* is bisetose.

I am not convinced by these arguments, as the setae on the legs of primitive caterpillars are often numerous and the thorax in general often bears two *s. basales*.

Hipocrita (Euchelia) jacobaea Linn.

Material 1915 (the Hague) and coll. KALL. Plate XIII, fig. 7. The specimens collected by me in the middle of April measured 10 mm. I did not succeed in cultivating them, therefore I do not know to which instar they belonged. The arrangement of the setae of these specimens is the same as of those of coll. KALL. The full-grown specimens are 35 mm.

Prothorax. S. dorsalis, s. subdorsalis, s. prostigmalis, two *s. basales* on one tuberculum, *s. propedalis, s. postpedalis.*

Mesothorax and *Metathorax. S. dorsalis, s. dorsolateralis, s. suprastigmalis, s. prostigmalis* and on the place of the wing-rudiment one seta. One might be tempted to look for the rudimentary stigma on this spot, as in this place the air-tubes arise from the main trachea. Two *s. basales, s. propedalis, s. postpedalis.*

Abdomen 1, 2. *S. dorsalis, s. subdorsalis, s. suprastigmalis, s. poststigmalis, s. infrastigmalis*, two *s. basales* on one tuberculum, *s. pedalis.*

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1, but instead of *s. pedalis* there is a seta on the front side of the leg = *s. propedalis.*

„ 7, 8, 9 = 1.

„ 10 = 1, but somewhat reduced, for s. poststigmalis and s. infrastigmalis are absent. On the anal legs three setae.

Pupa. Coll. KALL. no setae.

Arctia caja Linn. Plate XIII, fig. 4, 5 a, b.

Material on alcohol. Groningen 1914.

Instar *I.* Length 6—7 mm. The head is black, the tubercula are brown, they soon begin to colour. The tubercula are warts, the setae are plumed.

Prothorax. There is no prothoracic shield, but the two *r. dorsales* of the left and right sides approach one another and they have progressed a great deal over the segment in ventral direction. *V. subdorsalis* is very small. *V. suprastigmalis* is large and situated a little lower than usually is the case in other families of cater-

pillars. There is also a large *v. basalis*, and some non-plumed setae on the leg.

Mesothorax and *metathorax*. We find *v. dorsalis*, *v. suprastigmalis* and *v. prostigmalis* which are about equally large. The last mentioned wart lies on the same height as the very high placed *v. poststigmalis* on the abdominal segments. V. dorsolateralis is wanting.

Behind *v. prostigmalis* is a small tuberculum with three or four setae. It lies therefore on the place of the wing-rudiment. Besides we find in many individuals a tuberculum with one or two setae.

V. basalis is large. On the leg occur some setae which are not feathered.

Abdomen 1, 2. *V. dorsalis* is a little smaller than *v. subdorsalis*, *v. suprastigmalis* is large. Large and far projecting is *v. poststigmalis* which is partly continued under the stigma towards the head. *V. infrastigmalis* is situated lower than in most of the other families of caterpillars. *V. basalis* and *v. pedalis* on the place where on the abdominal segments the leg is fixed.

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1, except that v. pedalis is absent. But on the leg are one or two strong setae.

„ 7, 8 = 1.

„ 9. Very small *v. dorsalis*, very large *v. subdorsalis* which has far extended in the direction of the missing v. suprastigmalis, this being perhaps united with it. For the rest as 3. Moreover there is a rather large tuberculum under the anal flap. I consider this to be *v. infrastigmalis* of segm. 10.

Consequently the 10th segment is very much reduced.

Instar *II*. Duration 30 days. Length 12 mm.

The whole animal looks exactly as in instar *I*, but between the tubercula a few setae (generally not plumed) are found.

Prothorax. *V. dorsalis* is still larger than in instar *I* and *v. subdorsalis* too has grown longer. Under it is a new verruca. For the rest as in instar *I*.

On the abdominal segments we see some small tubercula in the neighbourhood of *v. infrastigmalis*. *V. poststigmalis* now grows

nearly entirely under the stigma so that the following warts are lying almost in one line, which also passes through the stigma and the middle of the leg. *V. dorsalis*, *v. suprastigmalis*, *v. poststigmalis*, *v. infrastigmalis* and *v. basalis.*

The other instars remain unchanged.

Recapitulation. The wart-shaped tubercula bear in all instars plumed setae. The pattern (Type I) is very simple and hardly changes during the different instars. All the different tubercula are about equally large.

There is no v. dorsolateralis. *V. poststigmalis* is shifted a little under the stigma, *v. infrastigmalis* is situated on a low level.

Spilosoma (*Ocnogyna*) *lubricipeda* Linn. Plate XIII, fig. 6.

Entirely as *Arctia caja*, but in the beginning the setae are not feathered. *V. poststigmalis* is also shifted from under the stigma. The setae on the leg are very densily feathered. On the ventral side mediad of the leg a tuberculum without setae = *v. ventralis* occurs.

In instar *IV* a linea dorsalis is present.

Family *Syntomidae*. The verrucae completely agree with type I, but there is only one verruca on the mesothorax and metathorax over *v. prostigmalis*. This only occurs in the *Pericopidae*. The verrucae change a great deal in form, size and number. Fracker (1915, p. 118) found that segment 7 has the same pattern as the other abdominal segments. The setae are plumed and often form pencils. Mostly secondary setae.

Coll. Kall. no material.

Family *Nolidae*. Fracker puts this family (1915, p. 98) with the *Lacosomidae* as *Microlepidoptera* of uncertain position after the ZYGAENOID series. The caterpillars bear verrucae which remind us of those of the *Arctiidae*.

Family *Agaristidae*. Fracker (1915, p. 114) examined different kinds and comes to the conclusion, that it is right to unite this family with the *Noctuidae*. This harmonizes with the fact that Handlirsch (1908) places these families close together.

Coll. Kall. no material.

Family *Noctuidae.* Whilst Packard (1895, p. 83) entirely separated this family from the *Bombyces*, he says (1905, p. 41) "that in the SYMBOMBYCINAE the noctuiform characters are crowded back in the phylogeny of the group."

Dyar (1899) describes some *Hydroeciae* and proves the existence of a large *s. prostigmalis.*

Fracker (1915) devotes some pages (p. 111—118) to the owlet-moths and describes the difficulties he met with.

He divides the family into four groups, "they are, however, purely for convenience and do not constitute a natural arrangement." His groups are:

I. Larvae with primary setae only. The pattern agrees with that of *Mamestra* and *Depressaria* (see below).

To this not a single *Acronycta* species belongs, otherwise the greater part of the genera.

II. Larvae with well developed verrucae, arranged as in *Arctiidae* but $\varkappa$ (*v. prostigmalis*) is often small and on segment 7 it stands on a lower level than on 6 and 8. To these belong the *Acronyctinae* in part.

III. Larvae with verrucae which are obscured by the development of secondary setae. *Acronycta* in part.

IV. Verrucae reduced to single setae, although preceeded by well developed tufts in earlier stages; μ (= *v. basalis*) remains present as verruca, which is very peculiar as a proof of the pseudo-primitive character. *Acronycta* in part.

Fracker (1915, Pl. III and IV) also describes *Feltia glandaria* instar *I* and full-fed. We find here the following peculiarities:

a. instar *I* has no *s. infrastigmalis* (ν) on the prothorax, though we do find it on the full-grown form.

b. instar *I* has no *s. prostigmalis* (ε) on the abdomen, but gets one in maturity.

In the last case, supposing it really has been stated rightly, I presume that Fracker's labeling is not correct. For then the seta on the abdomen is either subprimary or secondary and on the thorax he calls it a primary seta, whilst he says on p. 21

that it is not allowed to homologize a primary with a secondary seta. The many caterpillars in the coll. KALL. agree with FRACKER's groups. As examples of the 4th group I mention *Acronycta alni*, where the *s. subdorsales* reach a great length and *Diloba coerulocephala* L.

I should like to propose a 5th group viz.:

V. The setae or the verrucae have disappeared, the pigmental spots on the tubercula remain. e.g. *Nonagria* (*Depressaria*) *nervosa*. Coll. KALL. Pl. XIII, fig. 10.

Mamestra brassicae Linn.

This species belongs to group *I*. Plate XIII, fig. 8 a, b.

Prothorax. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. prostigmalis*, three *s. basales*, *s. propedalis*, *s. postpedalis*, *s. ventralis*.

Mesothorax and *Metathorax*. *S. dorsalis*, *s. dorsolateralis*, *s. suprastigmalis*, *s. prostigmalis*, *s. poststigmalis*, two *s. basales*, *s. propedalis*, *s. postpedalis*, *s. ventralis*.

Abdomen. 1—9. *S. dorsalis*, *s. dorsolateralis*, *s. suprastigmalis*, *s. prostigmalis* (very small); *s. poststigmalis*, *s. infrastigmalis*, two *s. basales*, *s. propedalis*, *s. ventralis*, some *setae pedales* which are also developed in 1, 2, 7, 8, 9.

It is therefore quite like type I.

Acronycta psi Linn. Plate XIII, fig. 9 a, b.

I only want to draw attention to the following segments which, side by side of the verrucae I am going to mention, also have secondary setae, especially on the ventral half.

Metathorax. *V. dorsalis*, *v. dorsolateralis*, *v. suprastigmalis*, some *s. prostigmales*, *v. basalis*, some *s. propedales*.

Abdomen 1. *V. dorsalis* has grown enormously and has blended with that of the other side to a fleshy stump. *V. subdorsalis* small, but still recognisable, *v. suprastigmalis*, *s. prostigmalis*, *s. basales*, *v. pedalis*.

Segm. 2 = 1, but without a horn, *v. dorsalis* is smaller than *v. subdorsalis*.

„ 8. *V. dorsalis*, *v. subdorsalis*, (united with that of the other

side to a fleshy horn) *r. suprastigmalis*, *r. prostigmalis*, two *s. poststigmales*, some *s. basales*.

The caudal horn has in this case taken origin from *v. subdorsalis*, in the *Sphingidae* on the contrary from *r. dorsalis*, this is a morphological proof of the fact that these horns are not homologous.

Family *Brephidae*. FRACKER (1915, p. 101) ranges *Brephos* etc. with the *Geometridae*. The presence of the first three pairs of ventral legs, even if they have become rudimentary, seems to me to be of sufficient importance to make this group a family apart.

Family *Epiplemidae*. FRACKER (1915, p. 100) gives a normal setal type, with the *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis* placed close together on some segments.

Family *Geometridae*. FRACKER (1915) only says that this family of the loopers or inch-worms differs very much in armature, setae etc. In the coll. KALL. there are only full-grown specimens (e. g. *Abraxas grossulariata*, *Amphidasis betularia*), to my regret, as I should like to examine first instars.

The setae are placed on the mesothorax and metathorax according to type **II**, on the abdomen according to type **I**. There is, however, a *s. subdorsalis inferior* and *s. suprastigmalis* is placed a little more caudal than usually.

Family *Cymatophoridae*. SPULER figures these caterpillars as quite naked, but probably small setae are present. FRACKER (1915) unites the three following families, founded on the investigations of BUSCK and WALSINGHAM, to the PYRALOID series of the MICRO-LEPIDOPTERA-NONACULEATA; HANDLIRSCH (1908) on the other hand puts these families just in front of the *Thyrididae* and *Hesperidae*, as the nearest relatives of the *Papilionidae* s. l. I think that the verrucae which do not occur in other *Microlepidoptera*, point to a considerable difference, though I must acknowledge that in several families verrucae arise from setae.

Family *Pyralidae*.

DYAR (1894) described the *Pyralidina* as Generalized Frenatae with the tubercula IV and V (i. e. *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis*) approximated and single haired.

In 1895 he referred to it again and added: I and II i.e. *s. dorsalis*, *s. subdorsalis* remote, (opposed to I and II consolidated: *Arthrocerina*).

Chapman (1896) thought that the *Pyraloids* belong to *Tineina* with obtect pupae.

Hofmann (1898) thought that the *Pyralidae* like the *Tineidae* etc. remain primary.

Fracker (1915) says: *Kappa* is bisetose on prothorax and there is a close association of K and η on the abdomen; (i. e. *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis*). With the different genera there is some dissimilarity in Pi (*s. basales*), but further the distinction on p. 87—94 is made by other characteristics than the setae.

Family *Orneodidae*. Kappa- and Pi-groups bisetose (Fracker 1915, p. 94), for the rest as the former family.

Family *Pterophoridae*.

Dyar (1894) states that tuberculum I = *v. dorsalis* is absent, and the tubercula are many-haired.

In 1895 he says that I and II are consolidated.

Chapman (1896) figures some *Pterophoridae*, but adds that the hairs have been represented rather too diagrammatically. He says on p. 135: "As regards its panoply of hairs, spines, bristles and other appendages, the different species of *Pterophorus* present immense variety, some being very smooth and plain and with a delicate shell, others most elaborately clothed with hairs and spines of various arrangements."

Quail (1904) says that the trapezoid tubercles (*s. dorsales* and *s. subdorsales*) do not only occur on the abdomen, but also on the thorax, just as in the *Hepialidae*.

Fracker (1915) does not mention any literature and says on p. 94 "that the prolegs are long and stemlike. No other caterpillars possessing verrucae and secondary setae have prolegs of this shape, although a few lower micros with primary setae show similar structures. All of the latter, however, have a trisetose *Kappa*-group on the prothorax, while that of the *Pterophoridae* is bisetose as in other *Pyraloidae*".

O. HOFMANN (1898) wrote an excellent article on this family, with twelve figures.

Having no material for independent investigation, I quote HOFMANN as follows -- from which we see that in this well defined, natural family much difference occurs in the pattern, though it shows the fundamental type **I**. —

Taeniocampa gothica L. (l. c. fig. 1, 2) has on the abdomen:

s. dorsalis (I), *s. subdorsalis* (II), *s. suprastigmalis* (III), *s. poststigmalis* (IV), *s. infrastigmalis* (V), *s. pedalis* (VII) and on the mesothorax: I—IV in an oblique row as mentioned before. I probably would not label them in this way. I take V as *s. prostigmalis*, VI then is *s. infrastigmalis*, VII = *s. pedalis*.

Eucnemidophorus rhododactylus S. V., (l. c. fig. 4) has on the abdomen:

s. dorsalis, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. infrastigmalis*, *s. poststigmalis*, *s. basalis*, two *s. pedales*.

Platyptilia gonadactyla S. V. (l. c. fig. 8) almost entirely agrees with it, but here, as DYAR would have it for all *Pterophoridae*, *s. infrastigmalis* is placed on the same tuberculum as *s. poststigmalis*. Between these setae and the two *s. pedales* there are three *s. basales* of which two are placed higher than the third.

Pterophorus monodactylus L. (l. c. fig. 12) resembles it very closely but VI (i. e. *s. basalis*) is absent.

Leioptilus carphodactylus Hb. var. *buphthalmi* Hfm. (l. c. fig. 6) agrees with *Leioptilus distinctus* H. S. (l. c. fig. 9), through the possession of a secondary seta over the stigma. Therefore we might describe this pattern: *s. dorsalis*, *s. infrastigmalis*, *s. subdorsalis sup.* and *inf.* The last-mentioned species has, moreover, one more seta under the stigma, whilst IV and V are not united.

Aciptilia tetradactyla L. (l. c. fig. 5) has verrucae, but a secondary *seta subdorsalis inf.*

On *Oxyptilus leonari* Stange (l. c. fig. 7) on the other hand, I and II are united to one verruca.

Platyptilia gonodactyla S. V. (l. c. fig. 11) bears on the mesothorax: I ; II or according to my view two *s. dorsales*;

III + IV or two *s. suprastigmales*, perhaps *s. dorsolateralis* is united with I or III, V is doubled with a secondary seta = *s. prostigmalis*, moreover a secondary seta over the wing-rudiment; two *s. basales*, *s. pedalis*.

Stenoptilia pelidodactyla Stein (l. c. fig. 10) agrees with it in so far as I + II together form a verruca, as also do III and IV. There is moreover a secondary verruca over the wing-rudiment.

I do not understand why we are to accept a doubling for V and a consolidation for I + II.

In both cases there are two setae in the place where usually there is one; if one couple is interpreted as a consolidation, the same ought to be done for the other.

Family *Thyrididae.*

The place of this family seems to be very uncertain. PACKARD considered it in 1895 as a very primitive side-branch of the *Neolepidoptera* far from the *Bombycina* (p. 83) but in 1905 (p. 46) he could derive the *Notodontidae* directly from them.

SHARP places it (1901, II) between the *Megalopygidae* and the *Lasiocampidae* which last group he sharply separates from the *Bombyces*, whilst FRACKER (1915) ranges it between the *Liparidae* and the *Notodontidae*. HANDLIRSCH thinks that its place is just in front of *Hesperidae* and *Papilionidae* s. l. together with the *Pyralidae*, *Pterophoridae* and *Orneonidae*.

This short account which might be enlarged a great deal, shows at least that the family has a rather primitive character.

In the coll. KALL. is a beautiful, full-grown specimen of *Thyris fenestrella* of which the drawing is to be found on Pl. XIII, fig. 11, 12, 13.

Thyris fenestrella Linn.

Prothorax. A paired prothoracic shield with *s. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, two *s. prostigmales*, of which the last is perhaps *s. infrastigmalis*, two *s. basales* on one tubercle, *s. propedalis*, *s. postpedalis* and one median *s. ventralis*.

Mesothorax and *metathorax*. *S. dorsalis*, *s. dorsolateralis* together with *s. suprastigmalis* on one tubercle, on the place of *s. pro-*

stigmalis a black spot without a seta, *s. poststigmalis*, *s. infrastigmalis*, two *s. basales* on one tubercle, *s. propedalis*, *s. postpedalis* or *s. ventralis*.

On the *metathorax* a small seta only on the left side on the place for *s. subdorsalis* occurs. Where there are no other secondary setae on the caterpillar, I think, I may conclude that *s. subdorsalis* in other cases has disappeared from the thorax. A remnant like that might be expected in the first place in a primitive animal. On the *mesothorax* is a black spot in front of the *s. basales*.

Abdomen 1. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. infrastigmalis*, two *s. basales* on one tubercle, between these and the others a black spot without a seta, *s. pedalis*, *s. ventralis*. (In connection with the pattern of the *Tineidae* it is not quite improbable that the seta under the stigma agrees with *s. poststigmalis* and that the black spot represents the vanished *s. infrastigmalis*. I prefer, however, not to bring hypothetical suppositions like these to expression in nomenclature).

Segm. 2 = 1, but between the *s. basales* and *s. pedalis* is another seta = *s. propedalis* (?)

„ 3, 4 = 2, but the black spot under *s. infrastigmalis* is wanting and next to the already mentioned *s. propedalis* we find on the base of the leg two *s. pedales* and also *s. ventralis*.

„ 5, 6 = 3, but *s. propedalis* of segm. 2 is double, the *s. pedales* are placed on the outside of the leg, and *s. basalis* is not doubled.

„ 7 = 2, but *s. propedalis* is double and *s. basalis* single.

„ 8 = 2, but *s. basalis* is single.

„ 9 = 2, but the *s. dorsales* and the *s. subdorsales* from the left and right sides are situated on a median dorsal shield, *s. basalis* is single.

„ 10. On the anal shield we find *s. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis* from the left and right sides, further *s. infrastigmalis*, *s. basalis*, *s. pedalis*, *s. ventralis* are present.

There is no trace of an 11th segment.

Family *Aegeriidae* (= *Sesiidae*). This family shows a certain relationship with the *Sphingidae*.

In BEUTENMÜLLER's enormous work (1900) DYAR has described the caterpillars. FRACKER (1915) adopts these results with some modifications. DYAR says (p. 228) that all the tubercles are single, there never being any development of warts or secondary hairs. The abdomen has type I with *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis* united.

It is the same on the *prothorax*, but there is a *s. subdorsalis inf.*, and *verruca suprastigmalis* and *v. prostigmalis* each bear three setae, the two *s. basales* are on one tuberculum.

Mesothorax and *Metathorax* according to DYAR: "Ia and Ib united, IIa and IIb likewise, but IV and V well separated, IV being even nearer to III than to V, a curious circumstance".

I think there are: *s. dorsalis* + *s. dorsolateralis*, *s. suprastigmalis* + *s. prostigmalis*, *s. poststigmalis*, *s. infrastigmalis*, *s. basalis*, *s. pedalis*.

Rhopalocera.

FRACKER believes that the butterflies arose from the *Microlepidoptera* in a time when $\varkappa$ and η had not yet become adjacent.

Family *Hesperidae*. No material in the coll. KALL.

FRACKER (1915, p. 127) follows the descriptions of SCUDDER (1889) not only in this family but in all the *Rhopalocera*.

This family deviates a great deal from the others which HANDLIRSCH takes together under the name of *Papilionidae* s. l.

FRACKER says: "Secondary setae numerous, small flattened plates sometimes present, possibly showing position of primary setae, setae on the head often plumose."

Family *Megathymidae* with the last-mentioned one united to the *Hesperioidae*.

FRACKER (1915, p. 128) says, "no setae on dorsal half, numerous on ventral half of the first two thoracic segments, rare or absent on abdomen except prolegs."

Family *Lycaenidae*. These larvae resemble ZYGAENOIDEA a little (FRACKER 1915, p. 128).

There are many secondary setae, sometimes in tufts or pencils. It seems to me that as full-fed larvae most kinds possess a homogeneous distribution of the setae.

The verrucae of *Thestor ballus* F. (coll. KALL.) I consider to be *v. dorsalis*, *v. infrastigmalis*, *v. basalis*.

Family *Pieridae*.

Although these insects are very numerous and have long served for investigations (even SWAMMERDAM directed his attention to *P. brassicae*), still opinions differ a great deal concerning them.

J. F. VAN BEMMELEN confined himself in 1912 to a comparison between the pattern of a full-grown caterpillar of *P. brassicae* and the pupae of various *Pieridae*, *Vanessa* spec. and *Papilionidae* and found patterns which harmonized fairly well (compare chap. III and VII).

FORBES (1910?) thinks, according to FRACKER (p. 136) that the chalazae — large spots bearing the setae — have come from primary hairs.

FRACKER (1915, p. 136) denies this.

BUCKLER (1886, Part I p. 148 sqq. Pl. II sqq.) gives long descriptions of various *Pieridae*, with illustrations of different instars.

Very conspicuous is on Pl. III fig. 1*b*. *P. daplidice*, which also by HÜBNER (1786, Vol. I) has been represented as possessing a setal pattern just like that of *P. brassicae* in instar *I*.

The only one, who as far as I know, has occupied himself with a similar investigation about the ontogenesis of the chalazae, is FROHAWK (1914). It is a pity that this careful study will probably be unattainable for most entomologists.

FROHAWK also draws this caterpillar, but in the last instar substitutes this primary pattern by a homogeneous distribution of the setae. Probably the first-mentioned writers have studied a younger instar or elsewise have met with deviating individuals keeping the old pattern.

HORSFIELD and MOORE give (1857, Vol. I, Pl. I, fig. 13, 14) a similar drawing of *Pieris eucharis* Drury and *P. belisama* Cramer.

SHARP gives (1901, II p. 358) a drawing of *Euchloe cardamines* instar *I* with bifurcated glandular hairs in the primitive arrange-

ment, later on the *s. dorsales* only remain in existence in an unaltered condition.

P. daplidice also possesses these glandular setae.

Quail (1904) discovered III B = *s. prostigmalis* on *P. brassicae*.

In opposition with these opinions we find others e. g.:

Packard (1890, p. 495). "The true *Pierinae* all live on herbs, sometimes on low bushes and none of them is provided with hairs, bristles or spinules."

Dyar (1894, p. 204) says: no trace of tubercles.

Dixey (1894) devoted an article to the phylogeny of the *Pierinae*, paying attention to the wings only. It would be very interesting to repeat this study for the larvae.

As it seemed important to me to examine this question closer, I chose the caterpillars of two kinds, which are often found on the same plant (*Brassica*), and are very similar as egg and as imago, but of which one bears bright warning colours (Poulton, 1890) and the other is in near accordance with the surroundings (protective coloration).

Pieris brassicae Linn. Plate XIV, fig. 1—7.

Material. Eggs and larvae of the 2nd generation, laid on cabbage and Tropaeolum.

Eggs laid in groups on the lower side of leaves, 1 mm. high, shape of a pitcher, with 15—18 (mostly 18) vertical ribs, cross-striped. The head of the larva can be seen at the side during the last two days. Duration 4—6 days.

Instar *I*. Duration 4 days. Length $2^1/_2$ mm. The larvae bite a little hole in the side of the egg-shell, eat the top of the egg and crawl out. Then they eat the whole egg-shell. Tubercula black, skin yellow-green, transparent, no trace of stripes. Head immediately black, at first a little transparent, after ten minutes pitch-black. Setae near the eyes.

Prothorax. There occur: *s. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, two *s. dorsolaterales* on one tuberculum, a minute *s. prostigmalis*, mostly two *s. basales*.

The prothoracic shield appears half an hour or two hours

after the hatching, a fact which deserves attention as the head and the tubercles are black from the beginning.

Mesothorax and *Metathorax*. *S. dorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. dorsolateralis*, a small *s. prostigmalis*, no rudimentary stigma, though the tracheae are seen through the skin; *s. basalis*, sometimes a *s. pedalis*.

On the border of the mesothorax and metathorax is a rudimentary stigma.

Abdomen 1, 2. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. poststigmalis*, *s. infrastigmalis*, three *s. basales*.

Even after repeated examination I could not find in my material a s. prostigmalis.

Segm. 3—6 = 1, but two *s. basales* on one tuberculum.

„ 7 = 1, two *s. basales*.

„ 8 = 1, two *s. basales*, large stigma.

„ 9 = 1, no s. infrastigmalis, in the beginning a rudimentary stigma (?).

„ 10. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis* and *s. suprastigmalis* with that of the other side on one median anal shield which gets black from half an hour to two hours after the hatching, whilst the tubercles are immediately black, two *s. basales*, rather far from each other.

„ 11. Behind the anal shield is a black spot with a single seta. I think that a part of the *s. basales* of 10 belongs to 11, as s. infrastigmalis fails already on 9.

Towards the time of moulting brown-red spots appear between the primary setae, which are mostly ring-shaped. They also arise as a broad border round the primary tubercles, and are due to the transparency of the skin which allows the colours of instar *II* to be visible.

Instar *II*. Length 4 mm.. Duration 4 days. The skin bursts just behind the head. The caterpillar creeps out at the front, as when leaving a bag, the skin of the head remains for a short time as a shield on the head. The caterpillar does not eat the old skin.

In the middle of the back we see a rather sharply confined,

bright-yellow linea dorsalis, beginning between the two prothoracic shields and ending near the anal shield; the skin is green. The arrangement of the tubercula is as in instar *I*, but the setae are much longer and between the primary ones numerous small, secondary tubercula, each with one seta, have inserted themselves.

The prothoracic shield has now four tubercula, one ventrad of *s. subdorsalis* has been added = *s. subdorsalis inf.*?

On the distal border is a row of red spots. On all the segments the easily recognisable primary tubercula are round the edges still a little red. Segment 11 is no longer to be seen distinctly.

Instar *III*. Length 6—8 mm. Duration 4—5 days.

Besides the characteristics of instar *II*, we see a bright-yellow linea stigmalis and many small hairs between the primary ones which remain distinctly visible. Instead of the mono- and bisetose tubercula basalia we find on the segments 3—6 a row of *s. basales*, curving over the beginning of the abdominal legs and over the places where legs might have stood on the segments 1, 2, 7, 8.

On the abdominal and anal legs there is a black spot covered with short hairs, which spot might perhaps be taken as a highly modified *s. pedalis*.

Instar *IV*. Length 12 mm. Duration 5 days.

The smaller setae have grown a great deal, especially one under *s. subdorsalis* of the abdominal segments. Between *s. dorsalis* and *s. suprastigmalis* on one side and *s. subdorsalis* on the other we see a new distinct row and also one spot caudal of *s. subdorsalis*.

We can easily recognize the primary tubercula: *s. dorsolateralis* of the prothorax for instance is double as in instar *I*.

They nearly all possess, however, a ring of smaller setae round the larger ones. The stigmal line gets very broad.

Instar *V*. Length 23 mm. (to 45 mm.) Duration 9—14 days.

The tubercula are very large and conical, they bear many setae (= chalazae).

The linea stigmalis is continued on the head as a white stripe. The arrangement of newly arisen tubercula in vertical rows is

distinctly visible. On the meso- and metathorax *chal. dorsalis*, *chal. dorsolateralis* and *chal. suprastigmalis* are united.

We can still recognize the primary tubercula on the abdominal segments, though *chal. suprastigmalis* has become double. The arrangement in cross-rows is more striking than that in horizontal ones. Distinct are e. g. on abd. segment 5: *chal. dorsalis*, *chal. subdorsalis*, a double *chal. suprastigmalis* (oral of it a large tubercle), *s. poststigmalis* and *s. infrastigmalis*. Many *s. basales*, and under *chal. subdorsalis* a large new chalaza.

Instar *VI* = *Chrysalis*. As J. F. VAN BEMMELEN (1912, p. 114 and fig. 6) has shown, we can compare the spots of the pupa with the chalazae of the caterpillars.

This is especially clear when the stigmata are examined. I feel justified in designating the spots as follows: the spot under the stigma as *macula infrastigmalis*, that behind it as *m. poststigmalis* and taking this for granted, the lowest of the four spots over the stigma as *m. suprastigmalis*. I see the proof of this in the oral and ventral enlargements which this spot shows on some segments, agreeing with the two chalazae, so distinctly developed in instar *V*.

The uppermost of the same row seems to me to be *m. dorsalis* and the double spot in the row caudal to the one I have just discussed, I consider to be *m. subdorsalis*, which is also double in instar *V*.

From this point of view the spot under it may obviously be considered as the large one under *m. subdorsalis* which has appeared in instar *V*.

The rows oral of the first-mentioned and caudal of the last-mentioned one agree entirely with those of the caterpillar.

We must still explain the spot, generally large, ventral of the stigma. In my opinion this is the *m. basalis*, which has nearly become irrecognisable in instar *V*; and ventral of it a narrow, elongated spot agrees with the row of the *s. pedales*.

It is more difficult to explain the two spots between *m. dorsalis* and *m. suprastigmalis*. The more dorsal one of these two we may take as a part of *m. dorsalis*, which also in the larva often bears

two long setae, and with which indeed on the last abdominal segments of the chrysalis this spot becomes united.

The spot in between might correspond in this case to *chal. dorsolateralis*, which only occurs on the thoracic segments of the larva. If this is true, it would appear that this spot belongs to the abdominal segments as well as to the thoracic and has disappeared from them in a secondary way. If the last abdominal segments of the chrysalis did not show us pseudoprimitive conditions, this conception would become more probable. In the same way we might try to find the origin of the spot under *m. subdorsalis* in *s. subdorsalis inferior*.

Instar *VII. Imago*. J. F. van Bemmelen could trace the same spots on the body of imagines which had not yet emerged. Here especially *m. infrastigmalis* and *m. poststigmalis* are distinct, the rows on the oral and caudal edges of the segments and the double *m. subdorsalis*.

Recapitulation.

1. It has been proved to be possible to reduce the intricate pattern of the last instar of caterpillars to the pattern, as it occurs in newly-hatched larvae.

2. This pattern of instar *I* agrees in the main with that of the caterpillars of other families. (Type **I**).

3. The pattern of the pupa and imago is more like this primitive pattern than that of the last instar of caterpillars.

4. In instar *II* the linea dorsalis, in instar *III* the linea stigmalis arises spontaneously i. e., without any stage of transition in the preceding instars.

Pieris napi. Linn. Plate XIV, fig. 8—13.

Egg laid apart on the lower and upper sides of cabbage-leaves and Tropaeolum majus L. It resembles that of *P. brassicae* but is $1^1/_4$ mm. high and has 15 vertical ribs. Duration 6 days.

Instar *I*. Length $2^1/_2$ mm. Duration 4 or 5 days.

The colour is transparent, bright-yellow with numerous copper-brown spots in vertical rows. The intestinal canal and the air-tubes shine through. Head provided with setae.

Prothorax. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. dorsolateralis*, *s. prostigmalis*, *s. basalis*, smaller *s. pedales*. No prothoracic shield.

Mesothorax. *S. dorsalis*, *s. suprastigmalis*, behind which a small *s. subdorsalis*, *s. prostigmalis*, *s. basalis*, smaller *s. pedales*. If a rudimentary stigma occurred, I certainly should have found it, as the tracheae were very distinct. The two lateral main-stems are connected with each other near the caudal edge of the segment (see Plate XIV, fig. 8 of instar *I*). Here the rudimentary stigma lies in the intersegmental membrane.

Metathorax = *mesothorax* but the above-mentioned s. subdorsalis is absent.

Abdomen 1, 2. *S. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. infrastigmalis* and *s. poststigmalis*, mostly small *s. basales*.

Segm. 3, 4, 5, 6 = 1, but the three *s. basales* are larger.

„ 7, 8 = 1, but one *s. basalis*.

„ 9. No s. infrastigmalis, one *s. basalis*, for the rest as 1.

„ 10 = 1. No anal shield, but on the place which in *P. brassicae* agrees with this shield, three setae are found. Two *s. basales*.

„ 11. Behind the three setae of 10, on the area of the anal shield of *P. brassicae*, three small setae arise agreeing with *s. dorsalis*, *s. subdorsalis* and *s. prostigmalis*. Ventral of these is a large one, which I consider to be *s. basalis*.

Instar *II*. Length 6 mm. Duration 4 days.

Between the primary setae we find many smaller ones and setae without a tuberculum arise on the leg. The primary ones remain distinct, they are much larger than the secondary ones, the setae are longer and thicker.

Of the secondary setae the vertical rows along the oral and caudal edges of the segment and many *s. basales* are conspicuous. Segment 11 is still clearly visible.

Instar *III*. Length 9 mm. Duration 3 days.

The whole body is now covered with numerous little knobs and setae between which the primary setae are clearly visible.

One seta situated over the stigma and *s. suprastigmalis* is quite like a primary tuberculum and therefore agrees with *s. dorsolateralis* on the thoracic segments. *S. infrastigmalis* has become double, but for the rest we hardly find under the stigmata any long setae with a well-developed tuberculum. There are many *s. basales*.

Instar *IV*. Length 13 mm. Duration 4 days.

The number of secondary tubercula increases, the primary ones e. g. on abd. segment 5: *s. dorsalis*, *s. subdorsalis*, *s. suprastigmalis*, *s. dorsolateralis* (arisen in instar *III*), *s. infrastigmalis* and *s. poststigmalis* remain distinct, the *s. basales* are indistinct. Under *s. subdorsalis* we find a new tuberculum which in form and size agrees with the primary ones and which therefore perhaps agrees with *s. subdorsalis inf.*

There is no real dorsal line, but exactly in the median plane the tubercula and setae are wanting, so that there the skin has a different aspect.

Instar *V*. Length 16—25 mm. Duration 8 days.

A dorsal line is faintly visible and coloured bright-yellow. In front of the stigma we find one yellow spot, behind it are two spots. There is no question of a stigmal line, but the prolongation of the spots is of a somewhat different colour to the rest of the skin.

The primary tubercula and setae are not distinctly visible, as many secondary ones resemble them very much. The pattern is lost and the animal makes the impression of possessing a coat of irregularly homogeneously spread setae. The tubercula are now coloured somewhat black. Under the stigma they are almost absent.

Instar *VI*. *Chrysalis*. Smaller than *P. brassicae* (± 20 mm.). I had at my disposal the variety which Buckler described (Vol. I, p. 158) i. e. the bright, tender green one with many spots.

The pupa quite agrees with that of *P. brassicae*, it shows dots corresponding with the tubercula of the larva mentioned below and the last segments are reduced in the same way:

Macula dorsalis, under it sometimes a small spot which in my opinion belongs to it.

macula dorsolateralis, sometimes double.

m. suprastigmalis.

m. subdorsalis, double.

m. infrastigmalis and *m. poststigmalis.*

two *m. basales* in one horizontal line.

one very tiny, elongated *m. pedalis.*

Here too we find an excellent correspondence between the spots of the pupa and the primary tubercula of the larva, which fact the more deserves our attention, as they had become totally irrecognisable in the last larval instar. This is of great importance in connection with the conception of the colour pattern of the chrysalis.

Recapitulation:

I. The apparently homogeneous setae have been derived from the primitive pattern, as it occur in instar *I.*

II. This pattern almost completely resembles that of *P. brassicae* and other caterpillars. (Type **I**).

III. In instar *III s. dorsolateralis*, which at first only occurred on the thoracic segments, appears on the abdominal segments.

IV. The pattern of the pupa can be traced to that of instar *I*, not to that of instar *V*, but there is besides a spot in the position of *s. dorsolateralis.*

V. Linea dorsalis and stigmalis are indistinct, only in instar *V* they are represented by coloured lines and the last line is made up of spots near the stigma.

Family *Riodinidae.* As far as I know, no description of the larvae mentions a distinct setal pattern.

Family *Lybytheidae.* According to EDWARDS, quoted by FRACKER, the larvae resemble *Pieridae* as far as their setae are concerned.

Family *Nymphalidae.* This family is here taken in the same wide sense as W. MÜLLER did in 1886. Therefore the *Lymnadidae*, *Ithomiidae*, *Heliconidae*, *Agapetidae* are also included in it, together with the *Satyrinae*, *Danainae* and the *Nymphalinae* s. str.

GRUBER (1884) describes the development of the scoli from the primary setae, W. MÜLLER (1886) contradicts this. He says that

the scoli are formed from secondary setae, placed between the primary ones (c. f. Chapt. II and my Pl. I, fig. 1).

For this large group I refer to WEISMANN's studies (1876) and to W. MÜLLER (1886). Where this family is concerned, FRACKER (1915) follows W. MÜLLER, but thinks that the expressions mediodorsal, subdorsal etc. can be applied exclusively to "secondary" scoli and even then only when they are placed in one transverse row. This clashes with MÜLLER's own ideas (l. c. p. 250).

The pattern of the primary setae is Type **I** on the abdomen, Type **II** on the thorax. I was only able to examine *Vanessa urticae* in instar **I.** This specimen already possesses scoli and secondary setae.

As I have cited in Chapt. II MÜLLER's ideas on the *Nymphalidae*, I do not describe this caterpillar any further, but refer to Pl. XIV, fig. 14, 15, where instar *I* and abdominal segment 5 of the full-grown caterpillar are figured. I would rather draw attention to the pattern of the pupa which VAN BEMMELEN (1912) described. There is a small spine on the place of *sc. dorsalis*, and pigmental spots agreeing with *sc. dorsolateralis* (which is not developed on the abdomen of the caterpillar) *sc. suprastigmalis*, *sc. infrastigmalis*, *sc. basalis*, *sc. pedalis*.

Family *Papilionidae*.

In 1884 GRUBER described the larvae of the Swallowtail butterflies, instar *I*. To this paper too little attention has been paid by SCHULZE (1912), FRACKER (1915) and others.

GRUBER had a complete material of *Papilio asterias*, *P. turnus*, *P. troilus*, *P. ajax*, *P. philenor* at his disposal. All these caterpillars agree with each other in the fact that during instar *I* they possess verrucae with many setae, which in *P. ajax* are bifurcated, but in the others terminate in a knob. In *P. philenor* the tubercles bear only one seta.

During the ontogenesis these verrucae become smaller and at last are replaced by colour-spots, as can be distinctly seen in *P. asterias*. As far as I am able to see the arrangement on the

abdomen is: *r. dorsalis* small, *v. subdorsalis* large, *r. suprastigmalis*, *r. infrastigmalis* very large, *r. dorsalis*. The arrangement on the thorax is not distinct. *Verruca subdorsalis* maintains itself longer than the rest and this pattern reminds us of that of the *Lymantridae*.

W. Müller (1886) is of opinion that the hairs of these *Papilionidae* may be considered as primary.

Piepers (1888) examined several Javanese *Papilionidae*. He says of *Papilio agamemnon* amongst others that in the beginning it has bifurcated hairs which have disappeared before the first moult. He thinks that they are bitten off by the caterpillars themselves.

Chapman (1895, p. 88) says: "The young larva of *Papilio machaon* seems obviously reminescent of an adult *Vanessa*-larva. Yet it is certain that, whether *Vanessa* be or not be derived from a *Papilio*-like form, nor is there any probability that any adult *Papilio*-larva ever was spinous in precisely that manner. The spines are a special development of the young *Papilio*-larva for protective objects affecting itself. They have not been derived from spinous full-grown larvae amongst their ancestors, and are not passed on to the present adult larva, because it does not require them. The processus on the adult larva of *Ornithoptera* may be derived from the spines of the first stage and are not ancestral to those of the young *Machaon*."

Fracker (1915) does not seem to know this. He only says on p. 138: "No unpleasant spines or horns are present to discourage the observer and no discordant colors to offend him."

Schulze (1912) discusses the *Osmateria* (Nackelgabel) and says they are derived from "dorsal protuberances". He points out the meaning of the ellipsoid glands as secretory organs, and thinks that they have no use in dispersing the *Ichneumonidae*.

Sericinus telamon Don., Coll. Kall., is covered with secondary setae which however are absent round many verrucae. Plate XIV, fig. 14.

The back part of the body has been a little damaged, so that I was not able to examine the anal segments. There are:

Prothorax. In the position of the *r. dorsales* the *osmateria*; *r. subdorsalis*, *r. prostigmalis* as a long spinule, *r. basalis*, *r. postpedalis* with only two setae.

Mesothorax. *V. dorsalis*, *r. subdorsalis*, *r. prostigmalis*, *r. basalis*, *r. postpedalis* with three setae and one verruca above the wing-rudiment.

Metathorax = *mesothorax* but the last mentioned verruca is only a pigmental spot, and such a spot is also found in the position of *r. infrastigmalis*.

Abdomen 1—9. *V.* (*sub?*)*dorsalis*, *r. infrastigmalis*, *r. basalis*, *r. pedalis*.

It seems to me that this form is very primitive.

I saw in some unpublished drawings of Prof. J. F. VAN BEMMELEN after specimens of *Papilio podalirius* from the collection KALLENBACH (which I could compare with the original objects) that the pigmental spots of the full-grown caterpillars are arranged in a definite pattern. In my opinion they agree with *v. dorsalis*, *r. suprastigmalis*, *r. subdorsalis sup.* and *inf.*, *r. prostigmalis*, *v. poststigmalis* and *v. infrastigmalis*. The presence of *v. subdorsalis inferior* and of *v. prostigmalis* is remarkable, as they do not occur in GRUBER's figures of instar *I*.

On the pupa of *Papilio machaon* (J. F. VAN BEMMELEN 1912, fig. 5) a tubercle stands in the position of *r. dorsalis*. Between the stigma and this tubercle there are two spots which therefore agree with *v. suprastigmalis* and *v. dorsolateralis*. So here too a *v. dorsolateralis* occurs on the pupa which is not developed on the abdomen of the caterpillars. Further there are spots on the pupa which agree with *v. prostigmalis*, *v. poststigmalis*, *v. basalis* and often *v. pedalis*.

As a larva, *P. machaon* varies very much in pattern. In most cases, however, the above mentioned spots are present.

CHAPTER VII.

Comparison between the patterns of caterpillars and those of the Pupa, the Imago and of other Larvae of Insects.

From early days the pupae of butterflies have had a great attraction for the human mind.

The word *chrysalis* was already used by Aristotle to indicate the goldcoloured pupae of some butterflies.

The conception of the pupal-stage has not always remained the same however. W. Harvey for instance considered the pupa to be a perfect egg.

J. Swammerdam who was the first to discover the wing-rudiment in the caterpillar, suspected that the pupa was not a new creation but that the result of another moult (1737, *Biblia Naturae* p. 567). He attached much value to the fact, that the setae of the caterpillars also occur on the pupa.

The majority of later investigators were convinced that the caterpillar is the primitive state and the pupa a secondary phenomenon. When the Darwinian ideas gained ground, it therefore became an important problem, how this resting stage had arisen.

The first who tried to give a solution was John Lubbock (1871), in a paper which became very popular. He thought that the pupa was a form of transition between the larva and imago, necessitated by the great difference in the mouth parts. I think that the conditions of *Micropteryx* and *Eriocephala* definitely dispose of this theory.

Lubbock's opinion has been propagated by many treatises, but from the first another view has maintained itself against it.

Brauer (1869) defended the opinion that it is the larva which has become modified and this conception has recently gained ground again.

Ratzeburg's discovery of the external genital organs of the pupae (1840) was not paid attention to at the time, and thus it may be explained that Jackson and Poulton thought they had described these organs for the first time (1890) after

having discovered them again respectively in 1875 and 1883. Though convinced that the larva is a phylogenetically old form, POULTON has still contributed much to propagate a new idea of the pupal stage. Many arguments are used by him to confirm his assertion that the pupa is a subimaginal stage, which has become immovable.

As his chief proofs I mention the well-developed external genital organs, the simpler structure of the wings, the large antennae and wings of those female forms, which in the imaginal state possess short ones, etc. The agreement in colour between caterpillar and pupa has been observed by him, but that feature he considered of little value.

J. F. VAN BEMMELEN discovered in 1889, that the definite colour pattern of the imagines is preceded in the pupal state by a simpler one. More recent investigators confirmed this and BRYK (1914) demonstrated its persistance in an aberrative imaginal form.

PACKARD (1889) discovered that *Bombus*, before emerging from the pupa, moults once more, so that this reminds us somewhat of the subimaginal stage of the *Ephemeridae*.

In all these ways of considering the pupal instar it was taken for granted that all the Holometabola originated monophyletically. To this idea SWAMMERDAM has certainly contributed a great deal, and LUBBOCK too was of the same opinion.

BRAUER (1884, p. 318) directed attention to this problem without solving it, however. As it is closely connected with another question, namely: is it necessary that the setal pattern of the caterpillars agrees with that of the other larvae or can it be derived from it, I thought I had better give a short synopsis of the literature on this problem.

MIALL (1895) considers the incomplete metamorphosis of the *Orthoptera* to be a primitive one.

BOAS (1899) thinks the meaning of the pupal stage is to procure the animal the opportunity of developing its wings. His decisive assertion (p. 397) is incomprehensible to me: "Es ist demnach ausgeschlossen, dass das Insekt vor der letzten Häu-

tung seine Flügel entwickele". As he himself cites SWAMMERDAM's discovery of the subimago of the *Ephemeridae*, it must also be known to him that SWAMMERDAM described (Biblia Naturae I, p. 269 and Historia Generalis p. 87): "how in June 1670 in the neighbourhood of the village of Slooten, the subimagines flew upon his coat, that they moulted there and returned directly afterwards to the water." By this observation the argument of BOAS is refuted, in my opinion, more than two hundred years before it was used.

DE LAMEERE (1900) tries to find the origin of holometabolism in the habit, insects acquired by penetrating into vegetable tissues. The different Holometabola might therefore be derived monophyletically from the *Neuroptera*. HANDLIRSCH raises many important objections to these conceptions (See p. 386).

PÉRÉZ (1903) mentions several causes, but, as HENNEGUY (1904, p. 692) rightly observes, these are not explanations, but only statements of facts.

HEYMONS (1907) lays emphasis upon the great changes, which the so-called Ametabola undergo (e. g. *Machilis*). He says on p. 160, that the pupa is a new stage. Naturally we must not think that no trace of it is to be found in the lower insects: „Es kann erstens die Holometabolenpuppe das umgewandelte letzte Larvenstadium oder die Summe der letzten Larvenstadien der Hemimetabolen repräsentieren, oder es kann zweitens die Puppe weiter nichts als eine unvolkommene Imago selbst, gewissermassen eine vorläufige noch unfertige Ausgabe der Imago sein." HEYMONS adopts the latter alternative and is therefore an adherent of the subimaginal theory. He thinks besides that the Lepidopterous pupa has become secondarily movable again. In this connection I think attention should be drawn to the investigations of CHAPMAN (1893) who demonstrated that it is exactly the *pupa incompleta* which occurs in the lower families. He also directed attention to the fact that the pupae are generally much more movable than is usually supposed. In my opinion the movability of the Lepidopterous pupa is to be considered a primitive characteristic.

Deegener (1909) supposes the rigidity of the chitinous skin to be the cause of the moultings and he thinks (p. 19 sqq.): "that the higher specialized insects possess a tendency and a will to diminish the number of these moultings. This can only be achieved by retarding the development between two moultings, and so attaining by one ecdysis what otherwise could only be attained by many. The more these moultings were reduced in number, the less recapitulations of phylogenetic stages had to be passed by the larva, and so it makes the impression that phylogenetically its development is retarded, and ontogenetically it remains all the longer in a primitive state, by retardation of its development. Through this, the larva has the opportunity of specializing itself, according its own desire and character. The great difference has arisen in consequence of a different manner of life, especially the aquatic one. Pupa and subimago are not identical, but they are both primary stages of development, which have remained preserved."

Bastin (1913) and Carpenter (1913) are both adherents of the subimaginal theory, especially the latter, who has published a short but very interesting treatise, which contains a great many facts and is written with great conviction.

In constructing a theory on the origin of the pupal state it is necessary to study the subject from as many different points of view as possible. By Weismann's investigations especially (1863, '64, '66), later on continued by i.a. J. van Rees (1888), Mesnil and Metschnikoff (1900), Bauer (1904), Janet (1909) and Poyarkoff (1910), the attention of the investigators has been turned more to the histological processes and in the first place to the histolysis in the pupal stage, than to the purely morphological problems. Histolysis may be considered to be a secondary phenomenon, but from that it does not follow that the pupa itself is secondary. The larva of a frog is not secondary because its tail disappears by phagocytosis! It is therefore desirable to direct the attention to palaeontology, which has been greatly neglected by many entomologists. On this point I refer especially to the last of the three following writers:

Scudder (1886), Brongniart (1894) and Handlirsch (1903, '06, '10). Zittel-Broili (1915) agrees with the latter in the main points.

The number of fossil insects has now become so considerable, that the existence of a palaeo-entomology can no longer be denied. The principal lines of the genealogical tree can already be drawn.

Handlirsch (1903, p. 720 sqq.) directs attention to the fact, that originally the abdomen consists of 11 segments and a telson, the 11th segment bearing a pair of cerci.

In the Palaeozoic era there are only Ametabola; all the different Metabola appear at about the same time, namely in the Permian formation.

In the Palaeozoicum the relatives of the Polynephria are found, in Perm and Trias the Oligonephria appear. From the fact of their synchronistic appearance it follows, that perhaps a polyphyletic origin of the higher orders may be assumed, which orders therefore appeared as parallel lines. In the Perm the branch of the *Neuropteroidea* and that of the *Coleopteroidea* are already separated from that of the *Panorpoidea*. To the latter belong the *Phryganoidea*, *Panorpata*, *Lepidoptera*, *Suctoria* and *Diptera*. This classification differs entirely from that of Lameere.

Handlirsch adduces against this writer (1900, p. 174):

1°. The reduction of the cross-veins. Very often the recent holometabolic *Neuroptera* and *Sialidae* still show a more original vein-course than the carbonic *Megasecoptera* (the primitive group of the *Panorpoidea*), besides the reduction of the veins is a common feature in Heterometabola.

2°. The habit of carrying the wings in a horizontal position is only found in Heterometabola, these alone have well-developed cerci; the *Megasecopterous*-larvae also had wing-sheaths like that, and therefore were probably heterometabolic too.

3°. The *Lepidoptera* are originally phytophagous and they only become secondarily endophagous. In this case organisms would have been driven in a progressive direction by the influence of parasitism according to Lameere, whereas as a rule they degenerate by it.

4°. If we adhere to a monophyletic origin of all Holometabola,

the holometabolic *Palaeodictyoptera* must have been the ancestors, but then the Heterometabola must have been developed polyphyletically, and what was always considered as being primitive, would turn out to be secondary.

None of the different causes of holometaboly, given by the other writers which I have already quoted, can be the reason according to HANDLIRSCH, because many larvae have remained phytophagous, and nevertheless are still heterometabolic. Neither can endophagism be the reason, because nearly all the Holometabola are carnivorous or phytophagous. Heterometabola as well as Holometabola can lead an aquatic or subterraneous life, so that only meteorological causes remain. The beginning of many groups of the Holometabola at the same geological period, namely in the transitory period between Palaeozoicum and Mesozoicum, also indicates a heterophyletical origin. Perhaps the glacial age of the Perm has been the decisive factor. However this may be, it is certain, that HANDLIRSCH, on account of his extraordinary knowledge of fossil insects, does not think that the monophyletic origin of all Holometobola is possible. For the problem which I am endeavouring to solve, this means that the skinreliefs of the larvae and nymphae of the different orders need not necessarily agree with each other. I will soon refer to this point again, after having compared the pupa of the Lepidoptera with the caterpillar.

POULTON (1890, p. 193) drew attention to the fact that the pupae of the *Sphingidae* exhibit for a short time the same pattern which the caterpillars possess in the last instar. The stripes, however, are secondarily hidden by a brown colour, in regard to which it should be noticed that the wings and other new-formed parts adopt this colour later than the organs already present in the larva. POULTON did not attach much value to these stripes, for he says: "The persistence of such colours depends upon the fact, that the hypodermis-cells of larva and pupa are the same, so that any pigment contained in them during larval life, may remain unchanged after the pupal period has begun".

Though I have great confidence in POULTON's knowledge of

morphology, yet I think I am allowed to oppose LAMEERE's opinion (1900, p. 623) to his, viz. that the hypodermis is entirely renewed by histolysis. Besides the colour-pattern of the pupae cannot be a simple copy of the larval pattern.

J. F. VAN BEMMELEN (1912, p. 111—117), has observed that the hypodermic pigment has also a morphological importance and he succeeded in demonstrating, that the same pattern exists on the pupae of *Pieris brassicae*, *Aporia crataegi* and *Euchloe cardamines*, and that this pattern agrees to a great extent with that of *Papilio machaon* and *Vanessa urticae* and *V. io*. The caterpillars of these butterflies differ a great deal in their pattern. VAN BEMMELEN thought, that a great resemblance was to be remarked between the pupal markings and the larval pattern of *Pieris brassicae*. He took this to be the colour-pattern of the once movable chrysalis.

On this idea I have based my investigations. In the main I agree with VAN BEMMELEN's opinions, with this restriction however, that I should not compare the pattern of the pupae with that of a full-grown caterpillar of *Pieris brassicae*, but with the pattern of instar *I*.

In chapter VI I have shown that the colour-pattern of *Pieris brassicae* and that of *P. napi* instar *I*, closely resemble that of the pupa. Compared with the last larval instar of the first species a reduction of the number of pigment spots has taken place, with that of the last mentioned on the contrary, a strong accrescence of the number.

This is a convincing proof of the inexactness of the statement that the pupal pattern should be a simple copy of existing hypodermal pigment.

J. F. VAN BEMMELEN demonstrated the same pattern on the pupae of different *Pieridae*, *Papilionidae* and *Vanessa* spec. In this article I have given further details for many families. The arrangement of the verrucae on the pupae of *Ocneria dispar* and *Orgyia antiqua* is also the same. SWAMMERDAM already indicated this last fact (*Biblia Naturae*, 1737) and POULTON (1890, p. 193) also called attention to it.

QUAIL described (1900, p. 416, Pl. V) the pupae of *Porina cervinata* Walk. (*Hepialidae*) and showed here the same setal

pattern as on the caterpillar. The pupae of *Hepialus lupulinus* in the coll. KALL are a little damaged, yet they show setae arranged, in my opinion, as in type **I**, augmented by *s. dorsolateralis*.

It seems to me, that these are remnants of a formerly common pupal pattern, consisting of setae which had accumulations of pigment at their bases. Just as is the case with the caterpillars, the pigment spots can remain after the disappearance of the setae. I cannot but think that this pattern of the pupae has taken origin on a movable animal. Therefore I believe that I am allowed to consider these remains of a pupal pattern as a proof of the theory, that the pupa is a subimaginal stage which has secondarily become immovable. Consequently the pupa is not a phylogenetically younger form, but a preserved primitive form which has become secondarily immovable. The agreement between the pattern of the caterpillar instar *I* and the pupa is so striking, and the differences between the pattern of the last larval instar and the pupa are often so considerable, that it becomes interesting to try to solve this problem.

I believe that this can only be explained by accepting the first larval instar as well as the pupa as primitive forms, but the following instars as newly acquired ones. The latter instars are all specialized in different ways. DEEGENER (1909) has also advocated this hypothesis. Some instars become bearers of warning colours, others obtain long thick tussocks, a third group retains the primitive type pretty well, because it lives in hidden places, but, when the pupal stage has begun, the old pattern returns, to be sometimes overspread by a homogeneous colour.

Even on the imagines (J. F. VAN BEMMELEN, 1912) the old pattern is sometimes to be seen. W. MÜLLER (1886) thought that the pattern could pass from the caterpillar on to the pupa, and also the other way about. I think I have proved by the detailed account of the *Pierids*, that in this case it certainly cannot be true. Therefore we must return to the opinion of WEISMANN (1876), who concluded from all these phenomena: "dass die Errungenschaften der einzelnen Stadien in den folgenden Gene-

rationen immer nur auf diese Stadien selbst wieder übertragen werden, die andern Stadien aber unbehelligt davon bleiben" (see p. 6 sqq. chapter II).

If the first larval instar as well as the pupa both show primitive conditions, it may be that the colour pattern borne by both, is so old that it also appears in other orders of insects. In that case it has already been obtained before the separation of the different orders, i. e. in the under-carbonic period. Considering that the families of *Lepidoptera* were separated, according to HANDLIRSCH (1906), in the cretaceous period, and hence the genera and species still later, no great result can be a priori expected from such an investigation. In the following I intend to discuss the orders, which are in some way related, although I think that such a discussion has only a very relative value, if it is not supported by a very extensive investigation. But for that I lacked time and material.

HANDLIRSCH thinks that the *Panorpata* are in some respects to be considered as the ancestral form of the *Lepidoptera*. It is certainly of great value, that J. BOTKE (1916) came to the same conclusion through his investigation of the colour-pattern of the *Lepidoptera*, differing in this from DE MEIJERE (1916).

Having explained in chapter VI that in different families, independently of each other, verrucae have appeared, and directed attention to the fact that sometimes within the precincts of one family rather important differences in the setal pattern occur (e. g. *Hepialidae*, *Pterophoridae*, *Pieridae*), it is not to be expected that other orders should show the same pattern.

The existing illustrations of the larvae of the *Panorpatae*, *Neuropteridae*, etc. are still less exact than those of the Lepidopterous larvae. Besides I think that in the preceding lines I have sufficiently pointed out, how only complete series can give us a good idea of the real character of the setal pattern and that conclusions, reached by comparing the full-grown forms only, can easily lead to wrong hypotheses. It is therefore with the greatest reserve that I submit the following remarks on the setal pattern of insect-larvae.

Brauer devoted some articles to the larvae of *Panorpa communis* (1851, 1852, 1863). He found that the larvae bear setae in instar *I*, later on verrucae. According to the figures, on all the segments three setae occur arranged in a row above the stigma. The arrangement of the verrucae cannot be clearly seen in his figures. It is certain that *verrucae* occur (braune hornige Warzen) with rather short setae.

Felt (1895) described the *Scorpionflies*, but in his work the setal pattern is not very distinctly indicated either. In connection with the fact that there are verrucae on the *Eriocephalidous* larvae and also on numerous other families, one would almost be inclined to consider the verrucae as being primary. The simple setae of the higher families might in that case be taken to be a secondary characteristic. The disappearance of the verrucae on the *Papilionidae*, the *Bombycidae*, the *Endromidae* and the *Brahmaeidae* could then be used as an argument in this direction. However, it seems to me that this hypothesis should not be accepted. As far as I can judge, the verrucae in all the families are formed from simple setae. The verrucae of the *Eriocephalidae* differ too much to be a strong proof of the hypothesis and they take origin from single setae; the disappearance of the warts in the three above-mentioned families of the SYMBOMBYCIDAE is easily explained as a reduction of the verrucae by the development of a homogeneous setal cover. It is the same with the *Acronyctinae* and the *Papilionidae*. In spite of Chapman's statement (1902) I consider the verrucae of the first instar to be rudiments of scoli which formerly were more strongly developed. Dyar (1894) thought that the setal pattern of the *Tenthredidae* was the ancestral pattern of the *Lepidoptera*. This writer adheres to the monophyletic origin of all the Holometabola. There are nine setae on either side of an abdominal segment and they are placed in three rows each containing three, of which the middle one is right over the stigma. He supposes, that in *Lepidoptera* the first of these rows has disappeared, except perhaps *s. prostigmalis*; the second row should agree with *s. dorsalis*, *s. dorsolateralis* and

s. suprastigmalis. S. subdorsalis sup. and *inf.*, as well as *s. poststigmalis* might perhaps be derived from the last row. Such an explanation seems to me a little farfetched; besides the anatomical differences between the *Hymenoptera* and the *Lepidoptera* are too great to accept such a near relationship between these orders. Neither do the palaeontological data harmonize with DYAR's opinion.

At present several writers defend a nearer relationship of the *Lepidoptera* with the *Neuroptera*, amongst others CHAPMAN (1896) and DE MEYERE (1916). With HANDLIRSCH, I believe that the palaeontological data do not agree with this hypothesis. I could not get any proper data about the larvae of the *Neuroptera*. According to the figures in the manuals the larvae have very different forms; some are naked, others are covered with long setae. The arrangement also seems to be very different (OUDEMANS 1897, p. 317—323).

The figures of the *Trichoptera*, the caddice worms, are much better. SILTALA (1907) studied them accurately. In this order also there appears a secondary augmentation of the setae during the ontogenesis. In the first instar the setae of the larvae are only very sparse. He could not find an agreement with the setal pattern of the *Lepidoptera* and by studying his figures I came to the same conclusion. The pupae are sometimes also covered with setae and some larvae (e. g. *Hydropsyche*) bear verrucae, though mostly simple setae.

As the *Trichopterous* larvae have certainly undergone profound secondary modifications, I think that too much value must not be attached to the arrangement and form of their setae, though they belong to the *Panorpoidea* and though CHAPMAN (1896 *c*) associates the *Phryganeidae* and the *Micropterygidae* together.

Although I do not believe that the *Coleoptera* and the *Lepidoptera* are closely related, I still think it necessary for the sake of completeness to compare the setal pattern of *Leptinotarsa* with that of the *Lepidoptera*.

The classical investigations by TOWER (1906) have drawn great

attention to this genus, and from his very accurate figures it is easy to study the pattern. TOWER distinguishes two rows of spots on the abdominal segments, the anterior and posterior band of tergal spots, each consisting of three spots, placed in a vertical row, namely the inner, middle, and outer tergals. Behind them comes the spiracular spot and then the basopleural one. Ventral of these are placed two rows each consisting of three spots, the outer, middle and inner sternal spots.

On the mesothorax and metathorax these spots are partly united, and in the position of the spiracular spot there is a wing-spot. The prothorax differs a great deal and possesses a prothoracic shield, with an anterior and a posterior pronotal band.

I think it an important fact that in these *Coleoptera* two rows of three spots occur above the stigma. The *Tenthredinidae*, which are certainly not so closely related, have three rows, each consisting of three setae; on the *Panorpata* one row of three is found and on the *Lepidoptera* I think that the row above the stigma also consists of three, including the *s. dorsolateralis*.

In this connection the spot on the pupae agreeing with the *seta dorsolateralis* acquires a greater importance.

It seems to me that these three spots or setae, placed in a vertical row, have been acquired in very remote periods and that the meso- and metathorax, though they have suffered profound secondary modifications, have best preserved them.

DE MEIJERE (1916) recently published an interesting study on the wing-markings of *Diptera* and *Lepidoptera*. He has also made a study of the larval pattern. His paper reached me too late to consider it in dealing with the different species, and therefore I may quote his main result here.

On p. 63, the author says, that it seems to him as if, when a depositing of pigment has become physiologically necessary, it is indifferent where that process takes place. It is only restricted to the sixteen places or patterns given by him. I cannot agree with this in so far as the larval and pupal body are concerned.

When he says p. 64 that in one and the same family the

patterns belong to different evolutionary rows, I can refer to pg. 337 and 399 where I have stated the same opinion. The pattern itself comes back in different families (l. c. p. 75) and DE MEIJERE is of opinion that this has been caused by parallel evolution, whereas I am convinced that generally spread patterns are phylogenetically old ones.

On p. 132—133 DE MEIJERE discusses the colour pattern of the abdomen of *Lepidopterous* imagines. He agrees with J. F. VAN BEMMELEN in considering the spotted ones as primitive.

DE MEIJERE (l. c. p. 136—143) compares the larval pattern with the pupal one. He states the fact that the colour first appears at the bases of the sensory setae (Sinnes-borsten) e. g. on *Diloba*, *Zeuzera*, *Hydroecia*, *Pieris* instar *I*, *Abraxas*. The last mentioned species is highly interesting as SCHRÖDER (1894) says that the stripes appear first. (see p. 20)

So far I agree with DE MEIJERE. This writer however rejects the hypothesis of the primary pattern of *Lepidopterous* pupae, and his chief argument is that the *Neuroptera* are the common ancestors, from which the *Trichoptera*, *Panorpata*, *Diptera* and *Lepidoptera* were differentiated, after having acquired the holometabolism. All these primitive forms and also the lower *Lepidoptera*, as e. g. *Micropteryx*, have but slightly coloured pupae, which live hidden in the earth or in cocoons.

I refer in the first place to HANDLIRSCH and in the second instance I think that in the foregoing pages I have given several proofs of my thesis, that the pattern of pigment spots is the same as the setal pattern. This setal pattern however is widely spread amongst the uncoloured pupae, and so I suppose that this setal pattern (type I) is an old phylogenetical one, and that the pigment spots, in larvae as well as in pupae, follow this arrangement. The pupae of the *Rhopalocera* are secondary in so far as they have lost the setae, but have only retained the pigment spots. The pupae which have become immovable and therefore often remain in the earth or in a cocoon, have secondarily lost the pigment, but have often preserved the setae.

CHAPTER VIII.

General considerations and synopsis of the results.

In the preceding pages I have tried to lay down a general foundation for the armature of caterpillars.

In consequence of the shifting of the stigmata over mesothorax and metathorax and the development of the wings on them, I take it for granted, that these segments are to be considered as being secondarily modified.

On account of the anatomical differences with the abdomen, this result might a priori be expected, and the chaetotaxy on these segments provides proofs that the setal pattern also has undergone secondary modifications. The prothorax too has taken part in these changes by obtaining the stigma which originally was placed on the mesothorax. Hence it is not desirable to start from these segments in reconstructing the primitive pattern, as Tsou and Fracker have done (Chapters III and V).

The anal segments too differ in structure and even vary in number. This probably happens in connection with a process of reduction which in some species has farther advanced than in others (Chapter IV).

Among the remaining eight or nine abdominal segments a few occur bearing legs and others without them. On account of embryological facts as well as of the presence of the *setae pedales,* I think it allowable to consider the segments with legs as the more primitive ones (Chapter IV).

From the literature, Chapter II, it appears that all the different investigators of the setal pattern have introduced a nomenclature of their own, in which many made use of numbers. As some of them indicated totally different setae by the same number and as the same setae are indicated by different investigators by widely different numbers, a great confusion has arisen, as is best illustrated by Plate X, fig. 1—21.

I have therefore been led to use a nomenclature which agrees with that of Weismann, W. Müller, Scudder and J. F. van Bemmelen.

The setae on an abdominal segment are indicated by names which refer to the place of the implantation.

An identical system has been applied to the thorax in which the same names as far as possible are used.

Where the homology with the abdomen is not very clear, the changes in the position of the setae have been indicated by other names, because I think that a nomenclature should be a means of describing a thing in a short and clear way, and not an expression of more or less probable hypotheses.

The shortest method of description certainly is to indicate the whole of the setae on a certain segment as Type **I**.

The other ways of arrangement on the abdomen, Type **I***a* and **I***b*, can be derived from Type **I**, by assuming reduction.

The thoracic segments differ most of all and are called Type **II**. Very often a reduction of the number of setae has taken place on their dorsal side, but at their oral border there is one seta more than usually occurs on the abdomen. This seta I have called *s. dorsolateralis* and in so doing I disagree with other writers. By especially studying the setae and the pigmental spots on the pupa and by an accurate comparison of the prothorax with the abdomen, I have come to the conclusion that this seta does not correspond to *s. subdorsalis* as is generally accepted.

On the mesothorax and metathorax a pigmental spot is often to be found in the place where we might expect the stigma, if this were exactly situated as on the prothorax. Most investigators have taken this spot to be the rudimentary stigma. It is by studying Boas, that I have come to the conviction that this is not the case, but that this spot agrees with the wing-rudiment. A shifting of the stigmata must have taken place and by means of this fact I have tried to explain Type **II** (Chapter IV). Like Quail I consider the seta in front of the wing-rudiment to be *s. prostigmalis* (III B.).

For their bearers the setae may be useful in several ways, but it is difficult to assume, that any correlation could possibly exist between usefulness and arrangement of pattern. The consequence

is, that we may expect changes in the pattern to possess a certain systematical value. Though this rule is not always adhered to, it generally holds good.

Of the setal pattern of caterpillars we may say what CHAPMAN says of the pupa: "The Lepidoptera certainly cannot be arranged in one line by their pupae, but the Lepidoptera of one line can be arranged by their pupae." In studying the pattern we get the impression of many lines of development which often run parallel. This completely harmonizes with HANDLIRSCH's opinion and with that of DE MEIJERE.

Before passing on to the discussion of the families, I wish to devote a few words to the biological signification of the setae, FRACKER assumes (1915, p. 38) that the setae are sensory in function.

QUAIL (1900) thinks that the setae of the *Hepialidae* can open and shut, WACHTL and KORNAUTH say that the special setae of *Psilura* serve to facilitate the spreading of the caterpillars by the wind. Usually it is thought, however, that the setae serve as a means of defence against enemies, especially *Ichneumonidae* and *Tachinidae*. This opinion has particularly been propagated by PACKARD and POULTON. I think I may call it into doubt. The experiments of the last-mentioned writer give us a right to assume that a dense covering of setae or tufts and long pencils, form a means of defence against some vertebrates, but the results he obtained cannot be directly transferred to enemies of the insect-tribe. In structure the eyes of the insects differ so much from those of the vertebrates and are so absolutely different in their sensibility to colours, that we may not treat the problems which here present themselves, from a point of view so anthropomorphic, as for instance POULTON does, in his well-known and interesting book: Colours of animals. On page 87 he says: "A person unaccustomed to the observation of the animals (the light-coloured trout) would certainly fail to detect any trout except the black ones, which were blind and did not vary their colour". I must confess that I fail to see the value of this argument, as I am

convinced that the enemies of the trouts are certainly accustomed to observe and detect them.

The results of my experiments in cultivating *Acronycta psi* and *Pieris napi* — only to mention two widely differing forms — brought me to the same conclusion as W. MÜLLER came to, after an experience of many years viz: that naked forms are as much afflicted by *Ichneumonids* as the species which bear large spines.

In the first instar many setae are so-called glandular hairs.

The systematic signification of these generally bifurcated setae cannot possibly be very great in my opinion. They occur in numerous families: *Papilionidae* (GRUBER, 1884), *Nymphalidae* (W. MÜLLER, 1886), *Notodontidae* and *Pterophoridae* (PACKARD, 1890), *Pieridae* (SHARP, 1901) and *Sphingidae* (PACKARD, 1905). For this last family I have given an accurate description of the form and it was only later on that I studied PACKARD's drawing which differs in some respects from mine.

Also outside the order of the *Lepidoptera* we may find these setae, i. a. on *Periclista melanocephala* F. (*Tenthredinidae*). Like the setae of *Psilura*, described by WACHTL and KORNAUTH, which I found again in *Ocneria* and the peculiar elevations of *Heterocampa* (PACKARD, 1895), I consider them to be rudimentary organs which are disappearing and which now do not possess any important function for the welfare of their bearers.

I should not be astonished if it were found that the monosetal tubercula originally have been tactile organs.

In numerous families the monosetal tubercula developed into warts (verrucae), without it being possible to attribute any systematical importance to this feature.

In my opinion more importance should be attached to the setae being plumose or not. As far as I know plumed setae only occur on those caterpillars which possess verrucae, but not even on all of them. The only exception known to me is the family of the *Hesperidae* of which FRACKER says on p. 127 "The head is covered with numerous secondary setae, often plumose but never long, sometimes borne on chalazae."

This case excepted, it seems to me that we can prove that the feature of plumose setae has been obtained later than that of verrucae.

If this observation should also be confirmed for other species than those I had at my disposal or for those of which I was able to collect data from the literature, this might add to a more accurate insight into the phylogeny of the *Lepidoptera.*

SCUDDER's opinion that a homogeneous spreading of the setae over the segment is a primitive quality, is decidedly wrong. Naked forms and species with a dense covering of setae have always arisen from species with a definite setal pattern. (Chapter VI i. a. *Bombyx*, *Sphinx*, *Pieris napi*).

The verrucae of some families are reduced again to setae. Now in palaeontology the law of irreversibility holds, which DOLLO (1893) formulates in the following few words: "The development goes on with leaps, is irreversible and limited."

In discussing the families I have drawn attention to the fact that it can sometimes be seen from the whole pattern, but often not from the separate setae, whether they have arisen primitively or by reduction of the verrucae.

In any case therefore for the separate organs we have to do with a reversible development, a fact which deserves our attention in connection with the interest which from the palaeontological side especially is paid to this problem [compare for instance the exceedingly clever expositions by DÉPÉRET (1908) and by his critic HOERNES (1911)].

The objections which FRACKER (1915) makes to my opinion explained above, do not appear to me to be quite convincing. For particulars I refer to the *Noctuidae*, Chapter VI.

Concerning the separate series of development I can sum up my results in the following way (Chapter VI):

The *Hepialidae* differ rather from the FRENATAE, but at the same time present such important differences from the other JUGATAE and even amongst themselves, that it is impossible to fix a definite, strictly circumscribed pattern for this sub-order. Verrucae occur on the *Eriocephalidae.*

There is very often a *s. dorsolateralis* on the abdomen.

Of the so-called MICRO's the PYRALOIDEA differ from the others by a slightly altered arrangement of the setae and by the formation of verrucae.

The BOMBYCES seem to be descended from forms with monosetal tubercula which are developed into verrucae. In the more specialized families these verrucae disappear and they are only distinct during instar *I.* A reduction of the number of setae is often to be found.

The *Noctuidae* too originally possess monosetal tubercula which are transformed into verrucae and afterwards are again reduced to simple setae.

The *Sphingidae* i. a. differ by the presence of a *s. prostigmalis* and the absence of *s. poststigmalis* on the abdomen.

The RHOPALOCERA in so far agree with each other that the primitive setal pattern becomes supplanted during the ontogenesis by another arrangement of the setae. On the pupa, however, type I appears again. The presence of verrucae during instar *I* of the *Papilionidae* can be explained as a last remnant of the dermal armature they formerly possessed.

A comparison with the rest of the orders of insects did not yield many results. I could find however an indication of a general groundform which consisted in an arrangement of the setae in rows of each three on either side (Chapter VII).

I have the impression, that it is under EIMER's (1874, 1889) influence that WEISMANN (1876) came to attach such a particular value to the stripes. Later on ESCHERICH (1892) and SCHRÖDER (1894) advocated the same hypothesis. In opposition to it J. F. VAN BEMMELEN (1889 sqq.) tried to introduce his opinion, that not stripes but spots compose the primary pattern. J. BOTKE (1916) in his studies comes to conclusions which in the main agree with this opinion. DE MEIJERE (1916) comes to the same conclusion. J. H. KRUIMEL also rejects EIMER's hypothesis, after his study of the feathers of the Gallinae (1916). TOWER (1906, p. 226) says "in ontogeny and in evolution (species foundation)

color appears first in centres which upon the body are metamerically repeated spots."

These writers, however, belong to the few who do not consider the stripes to be the most primitive element of the pattern.

From my investigation it appears to me that the pigment first accumulates round the bases of the setae or in the verrucae, so that the primary pattern consists of pigmental spots arranged according to type **I**. This pattern is repeated on each segment and hence has a metamerical character.

The stripes arise in the ontogeny either simultaneously with or later than these spots and are therefore a new characteristic.

I have tried to find a form in which I could trace the development of a stripe and I think I have succeeded in *Phalera bucephala* (see p. 65 sqq.). In instar *I* the ordinary pattern (type **I**) is present. In the course of the development the number of spots increases a great deal whilst the original pattern gets less distinct. The secondary spots are situated in vertical rows but by a consolidation of some primary and secondary spots a horizontal stripe arises. This stripe, however, is less sharply confined than is usually the case on caterpillars, so that I am not quite sure whether all the stripes are developed in the same way. It may also be that the stripes have suddenly arisen, perhaps as mutations.

It is however a fact, that the pigment spots arranged like type **I**, form a phylogenetic element of the pattern which is older than a stripe.

Under Eimer's influence we have entirely forgotten that a stripe, i. e. an alteration of a certain part of a segment over the whole breadth, is altogether a different thing from the series of spots arranged on the segment in a certain pattern.

A group of spots like this, will be repeated on all the segments, because of the strong homoiomery which governs the structure of the body of caterpillars, but a continuous stripe is quite an other thing, for it is an alteration of a certain part of the skin over the total breadth of the segment.

Such an alteration does not happen on the other organs either.

It quite agrees with this that a stripe appears later than a certain pattern of the spots. In the descriptions of the *Pieridae* and *Phalera* amongst others, proofs have been given of the fact that EIMER's hypothesis does not deserve adherence and that J. F. VAN BEMMELEN and TOWER are right in defending their opinion that a pattern of spots is more primitive than a stripe. The agreement of the pupal pattern with that of the caterpillar instar *I* was proved to be so great, that an accidental agreement is out of the question. The differences of the pupal pattern with that of the last larval instar are often so great that there is no possibility of the pupal pattern resulting from the remaining parts of the larval hypodermic pigment.

On these facts I have based the theory developed in Chapter VII, that the pattern of the larval instar *I* as well as those of the pupa and imago are primitive characteristics.

The differing armatures of the other larval instars have arisen from specialisation in connection with the mode of life of the caterpillars.

The later larval instars have arisen from a retardation of the development and with it the setal pattern has had the opportunity of differentiating in various directions. From this we see that I arrive at the same conception of the larval instars as DEEGENER did on the ground of totally different investigations.

Summarizing my results, I come to the following conclusions:

1. The organisation of the thorax is secondary.

2. The anal segments change in number in the various species of larvae.

3. Originally all abdominal segments were provided with a pair of legs.

4. In connection with earlier writers a new nomenclature has been given for the arrangement of the setae : type **I**, **I***a*, **I***b* and **II**.

5. These various types can be derived from each other.

6. A metamerically repeated pattern of pigment spots is more primitive than a pattern of stripes.

7. The change of setae into verrucae is a reversible process.

8. From the agreement of the pupal pattern with instar *I* and the difference with the last larval instar, the hypothesis has been developed, that the pupa and the first caterpillar instar are both primitive states.

9. The other larval instars are to be considered as secondary adaptations.

10. The pupa is to be considered as a subimaginal stage which secondarily has become immovable.

11. The various caterpillar families have for the greater part developed themselves independently of or parallel to each other.

12. A general larval pattern for the Holometabola is as yet not to be established with certainty.

BIBLIOGRAPHY.

1. Bastin (H.). Insects, their Life-histories and Habits. London 1913.

2. Bauer (V.). Zur inneren Metamorphose des Centralnervensystems der Insecten. S. 132—152, Taf. 8.
Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XX, 1904.

3. Bemmelen (J. F. van). Over de ontwikkeling van de kleuren en de aderen der vlindervleugels in de pop.
Handel. v. h. 2e Ned. Nat. en Geneesk. Congres, Leiden 1889.

4. —— Die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln.
Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. Deel 3, 1889.

5. —— De ontwikkeling der Vlindervleugels in de pop.
Natuurk. Tijdschr. Ned. Indië, N°. 6, 1890.

6. —— Über die Phylogenie der Flügelzeichnung bei Tagschmetterlingen.
Zool. Jahrb. Suppl. Bd. XV, 3 *Bd.* (*Festschrift Spengel*), 1912, mit 1 Taf.

7. —— On the phylogenetic significance of the Wingmarkings of Rhopalocera.
Transact. 2nd *Entom. Congres*, 1912 *b.* with 3 Pl.

8. —— Die phylogenetische Bedeutung der Puppenzeichnung bei den Rhopalocera und ihre Beziehungen zu derjenigen der Raupen und Imagines.
Verh. Deutsch. Zool. Ges. 23. Jahresvers. zu Bremen 1913.

9. —— Onderzoekingen over de ontwikkeling van het kleurenpatroon op de vleugels der Nymphaliden, Pieriden en Papilioniden en vergelijking met dat der Hepialiden.
Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. 2e Ser. Deel XIV, 1914.

10. —— Het kleurenpatroon van Zelotypia stacyi. Ibidem. 1914 *b.*

11. —— Ontwikkeling van het kleurenpatroon op vleugels en lichaam der Lepidoptera.
Hand. 15e *Ned. Nat. en Geneesk. Congres*, Amsterdam 1915.

12* [1]). —— Over de phylogenetische beteekenis van het kleurenpatroon der Hepialiden.
Versl. Verg. Wis- en Nat. Afd. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Deel XXIV, 1916.

1) The articles marked with an asterisk are translated into English, in: Proceed. of the Meetings. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam.

, Number 53, 58, 59, 88, 98, 107, 112, 124, 143, 144, 145 and 146 I have not seen myself, but was obliged to study them after citations from different writers.

13. B e u t e n m ü l l e r (Wm.). Monograph of the Sesiidae of North America north of Mexico.
Mem. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. 1, pt. VI, 1900.
14. B o a s (J. E. V.). Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten.
Zool. Jahrb. Abt. System. Bd. XII, 1899.
15. B o r n e r (C.). Die Verwandlungen der Insekten. Vorl. Mitt.
Sitz. Ber. Ges. Naturf. Berlin, Mai 1909.
16* B o t k e (J.). Bijdrage tot de kennis van de phylogenie der vleugelteekening bij de Lepidoptera.
Versl. Verg. Wis- en Nat. Afd. Kon. Akad. Wet. Amsterdam, Deel XXIV, 1916.
17. —— Les motifs primitifs du dessin des ailes des Lépidoptères et leur origine phylétique.
Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. 2de reeks, Deel XV, 1916 en *Onderzoekingen verricht in het Zool. Laborat. der Rijks-Universiteit te Groningen*, N°. V.
18. B r a u e r (F.). Entwicklungsgeschichte der Panorpa communis.
Sitz. Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. VII, 1851.
19. —— Über die Larve von Panorpa communis.
Verh. d. Zool. Bot. Ver. Wien, Bd. I, 1852.
20. —— Beiträge zur Kenntnis der Panorpiden-Larven.
Verh. d. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. XIII, 1863.
21. —— System. Zool. Studien 2. Die unvermittelten Reihen in der Classe der Insecten.
Sitz. Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Nat.w. Classe, Bd. XCI, 1884
22. B r o n g n i a r t (C). Recherches pour servir à l'histoire des Insectes fossiles des Temps Primaires. *St. Etienne* 1894.
23. B r y k (Fel.). Ein Citronenblatt mit einer ursprünglichen Weiszlingszeichnung.
Zool. Anzeiger, Bd. XLIV, 1914.
24. B u c k l e r (W.). The larvae of the British Butterflies and Moths.
Edited by H. F. Stainton, Vol. I—IX, London, Ray Society 1886—1899.
25. B u g n i o n (E.) Résumé des recherches de M. J. Gonin sur la métamorphose des Lépidoptères.
Bull. d. l. Soc. Entom. Suisse, Vol. VII, 1892.
26. B u s c k (A u g.). Notes on Microlepidoptera, with descriptions of new North American species.
Proc. Ent. Soc. Wash. Vol. XI, 1909.
27. —— On the classification of the Microlepidoptera.
Ibidem, Vol. XVI, 1914.
28. C a r p e n t e r (G. H.). The life-story of Insects.
Cambr. Manuals of Sc. and Lit. 1913.
29. C h a p m a n (T. A). On some neglected points in the structure of the Pupae of Heterocerous Lepidoptera and their probable value in classification, with some associated observations on larval prolegs.
Trans. Ent. Soc. Lond. 1893—1894—1896.

30. Chapman (T. A.). On a lepidopterous pupa (Micropteryx purpurella) with functionally active mandibles.
Trans. Ent. Soc. London, 1893 *b*.
31. —— Notes on Butterfly-Pupae, with some remarks on the Phylogenesis of Rhopalocera.
Entom. Record. Vol. VI, 1895.
32. —— Notes on pupae.
Trans. Ent. Soc. 1896*b*.
33. —— On the phylogeny and Evolution of the Lepidoptera from a pupal and oval standpoint.
Trans. Ent. Soc. London, 1896*c*.
34. —— The classification of Gracillaria and allied Genera.
Entomologist, Vol. XXXV, 1902.
35. Comstock (J. H.). Evolution and Taxonomy. An essay on the application of the natural selection in the classification of animals and plants, illustrated by a study of the wings of insects and by a contribution to the classification of the Lepidoptera.
Ithaca N.Y. 1893.
36. Crampton (G. C.). The Groundplan of a typical thoracic segment in Winged Insects.
Zool. Anzeig. Bd. XLIV, 1914.
37. Deegener (P.). Die Entwicklung des Darmcanals der Insecten während der Metamorphose.
Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XX, 1904.
38. —— Metamorphose der Insekten.
Teubner. Leipzig 1909.
39. Depéret (Ch.). Les transformations du Monde animal.
Paris 7me *Mille* 1908.
40. Dewitz (H.). Beiträge zur postembryonalen Gliedmassenbildung bei den Insekten.
Zeits. Wiss. Zool. Bd. XXX. *Suppl.* 1887.
41. Dixey (Fred. A.). On the Phylogeny of the Pierinae as illustrated by their wingmarkings and geographical distribution.
Trans. Ent. Soc. London, 1894.
42. Duponchel (M. P. A. J.). Iconographie et Histoire naturelle des Chenilles. Tome I, II, Paris, 1849.
Dyar (Harr. G.). Numerous articles in *Canad. Entom.* 1893 and in *Psyche.*
43. —— A classification of Lepidopterous larvae.
Ann. N.Y. Acad. of Sc. Vol. VIII. 1894.
44. —— Additional Notes on the Classification of Lepidopterous Larvae.
Trans. N.Y. Akad. of Sc. Vol. XIV, 1895.
45. —— A Classification of Lepidoptera on Larval Characters.
Am. Nat. Vol. XXIX, 1895 *b*.
46. Dyar (Harr. G.). Relationship of Pyralidae and Pterophorina from the Larvae.
Ent. News. 1895.

47. Dyar (Harr. G.). On the larvae of the higher Bombyces.
Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. XXVII, 1896.

48. —— Life Histories of New York Slug-caterpillars.
Journ. N.Y. Ent. Soc. Vol. VIII, 1899.

49. —— Note on two Hydroecia larvae.
Journ. N. Y. Ent. Soc. Vol. VIII, 1899.
1900 See Beutenmüller.

50. —— A Century of Larval Descriptions.
Entomologists Record. Vol. XIII, 1901.

51. —— A list of North American Lepidoptera.
Bull. 52 *U. S. Nat. Mus.* 1902.

52. —— A descriptive list of a collection of early stages of Japanese Lepidoptera.
Smiths. Instit. Proc. U. S. Nat. Hist. Mus. Vol. XXVIII, 1905.

53. —— The Pericopid Larvae in the National Museum.
Insecutor Inscitiae Menstruus, Vol. II, 1914.

54. Eimer (Th.). Lacerta muralis coerulea. *Zool. Studien auf Capri* II. Leipzig 1874.

55. —— Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena 1889.

56. Escherich (K.). Über die Gesetzmässigkeit im Abändern der Zeichnung bei Insekten.
Deutsche Entom. Zeitsch. 1892.

57. Felt (E. P.). The Skorpion-Flies.
Rep. State Entom. N. Y. Vol. X, 1895.

58. Forbes (W. T. M.). A structural study of some Caterpillars.
Ann. Entom. Soc. Am. Vol. III, 1910.

59. —— A structural study II. The Sphingidae.
Ann. Entom. Soc. Am. Vol. IV, 1911.

60. Fracker (Stanl. B.). The Classification of Lepidopterous Larvae.
Illin. Biol. Monogr. Vol. II, 1915.

61. Frohawk (F. W.). Natural History of British Butterflies.
The Field. The Country-Gentleman's Newspaper 1914.
See also: *The Entomologist;* numerous articles.

62. Ganin (M.). Materiaux pour l'histoire du développement postembryonaire des Insectes.
4°. 76 pg. 4 pl. *Varsovie* 1876.

63. Gonin (J.). La métamorphose des Lépidoptères.
Bull. Soc. Vaudoise d. Sc. Nat. T. XXX, 1894.

64. Grote (A. Redcliff). Die Saturniiden.
Mitt. a. d. Roemer Museum. Hildesheim, N°. 6, 1896.

65. Gruber (A.). Üb. Nord-Amerikan. Papilioniden- und Nymphaliden-Raupen.
Jena Zeitsch. Bd. XVII, 1884.

66. Handlirsch (A.). Zur Phylogenie der Hexapoden.
Sitz. Ber. K. K. Akad. d. Wiss. Wien, N. W. Abt. Bd. I, CXII, 1903.

67. Handlirsch (A.). Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch f. Palaeont. u. Zool. Leipzig, 1906—1908.
68. —— Einige interessante Kapittel der Paläo-Entomologie. *Verh. Zool. Bot. Ges.* Wien, 1910.
69. Heider (K.). Die Entwicklung des Hydrophilus piceus. Jena, 1889.
70. Henneguy (L. F.). Les Insectes. Paris, 1904.
71. Heymons (R.). Die verschiedenen Formen der Insectenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Arthropoden. *Ergebn. u. Fortschr. d. Zool.* Bd. I, 1907.
72. Hoernes (R.). Das Aussterben der Arten und Gattungen. Graz, 1911.
Hofmann (E.). 1893, see SPULER.
73. Hofmann (O.). Über die Anordnung der borstentragenden Warzen bei den Raupen der Pterophoriden. *Ill. Zeitschr. f. Entom.* Bd. III, 1898.
74. —— Beobachtungen über die Naturgeschichte einiger Pterophoriden-Arten. Ibidem.
75. Horsfield (T.) and F. Moore. A catalogue of Lepidopterous Insects in the Museum of Nat. Hist. at the East-India House. Vol. I, II, London, 1857—'59.
76. Hübner (Jacob). Geschichte Europ. Schmetterlinge. Bd. I—IV, Augsburg, 1786—1791.
77. Jackson (W. Hatchet). Morphology of Lepidoptera. *Trans. Linn. Soc. 2nd Series. Zool.* Vol. V, 1890.
78. Janet (Ch.). Sur l'ontogenèse de l'insecte. Limoges, 1909.
Kornauth see Wachtl.
79. Kowalewsky (A.). Embryol. Stud. an Würmern u. Arthropoden. *Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg*, T. XVI, 1871.
80. Kruimel (J. H.). Onderzoekingen over de veeren bij hoenderachtige Vogels. *Dissertatie*, 1916, Amsterdam.
81. Kümmeth (F.). Die Stigmenversorgung des Insektenthorax. *Zeits. Wiss. Zool.* Bd. CXII, 1914.
82. Lameere (Aug.). La raison d'être des métamorphoses chez les Insectes. *Ann. Soc. Ent. Belg.* T. XLIII, 1900.
83. Landois (H.). Beiträge z. Entw. gesch. d. Schmetterlingsflügel in den Raupen und Puppen. *Zeits. Wiss. Zool.* Bd. XXI, 1871.
84. Lintner (J. A.). Second Annual Report on the injurious and other insects of the State New York. Albany, 1885.
85. Lubbock (Sir John). Origin and Metamorphosis of Insects. 1871.
86. Lijonet (P.). Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule. La Haye, 1760.
87. Malpighi (M.). Dissertatio epistolica de Bombyce. *Opera Omnia.* Lugd. Batav. 1687.
88. Mayer (A. G.). The development of the Wing-scales and their pigment in Butterflies and Moths. *Bull. Mus. Comp. Zool.* Vol. XXIX, 1896.

89. M e r c e r (W. F.). The development of the Wings in the Lepidoptera.
Journ. N.Y. Ent. Soc. Vol. VIII, 1900.
90. M e s n i l et M e t s c h n i k o f f. Quelques remarques au sujet du déterminisme de la métamorphose.
C. R. Soc. Biol., Paris, T. LII, 1900.
91. M e y e r e (J. C. H. de). Über die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung.
Morph. Jahrb. Bd. XXI, 1894.
92. —— Teekening der Dipteren-vleugels.
Tijdschr. v. Entomologie, Deel LVIII, 1915.
—— Zur Zeichnung des Insekten-, im besonderen des Dipteren- und Lepidopterenflügels.
Tijdschr. v. Entomologie Deel LIX, 1916.
93. M i a l l. Transformations of Insects.
Nature 1895.
94. M i l l i è r e (P.). Iconographie et Description de Chenilles et Lepidoptères inédits Vol. I, II. 1858—1868.
Extr. d. Ann. d. l. Soc. Linn. de Lyon. N. S. Tome V.
95. M ü l l e r (W i l h.). Südamerikanische Nymphalidenraupen.
Zool. Jahrb. Bd. I, 1886.
96. O u d e m a n s (A. C.). Die gegenseitige Verwantschaft, Abstammung und Classification der sogenannten Arthropoden.
Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. 2e Serie, Deel I, 1886.
97. O u d e m a n s (J. Th.). Nederlandsche Insekten.
Thieme, Zutphen, 1897—1900.
98. P a c k a r d (A. S.). Guide to the study of Insects. (9th Ed.) 1889.
99. —— Hints on Evolution of bristles, spines, tubercles of certain caterpillars.
Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. XXIV, 1890.
100. —— Notes on the phylogeny of lepidopterous larvae.
Ibidem Vol. XXV, 1891.
101. —— Phylogeny of lepidopterous larvae.
Journ. Roy. Microsc. Soc. London, 1891 *b.*
102. —— Studies on the life history of some Bombycine Moths.
Ann. N. Y. Akad. of Sc. Vol. VIII, 1893.
103. —— Monograph of Bombycine Moths, I. Notodontidae.
Mem. Nat. Acad. Sci. Vol. VII, 1895.
104. —— Idem II. Ceratocampidae.
Ibidem. Vol. IX, 1905.
105. —— Idem III (posthumous) Ceratocampidae, Saturnidae, Hemileucidae.
Ibidem. Vol. XII, 1914.
—— see numerous articles in *Psyche*, *Americ. Naturalist*, etc.
106. P a n c r i t i u s (P.). Beiträge zur Kenntniss der Flügelentwicklung bei den Insecten.
Inaug. Diss. 1884.
107. P é r e z. Signification phylétique de la nymphe chez les Insectes métaboles.
Bull. Sc. Franco-Belg. 7e Serie. T. XLIV, 1910.

108. Piepers (Dr. Jur. M. C.). Über die Entwicklungsgeschichte einiger Javanischen Papilioniden-Raupen.
Tijdschrift v. Entomologie Deel XXXI, 1888.

109. —— Over den hoorn der Sphingiden.
Ibidem, Deel XXXII, 1889.

110. —— Über das Horn der Sphingiden-raupen.
Ibidem, Deel XL, 1897.

111. Plate (L.). Prinzipien der Systematik m. bes. Berücksicht. d. Syst. d. Tiere.
Die Kult. d. Gegenwart, T. 3, Abt. IV, 4. *Teubner* 1914.

112. Poyarkoff (E.). Recherches histologiques sur la métamorphose d'un coléoptère.
Arch. d'Anat. microsc. T. XII, 1910.

113. Poulton (Edw. B.). Notes in 1887 upon lepidopterous larvae.
Transact. Ent. Soc. London, 1888.

114. —— The colours of Animals.
The Intern. Scient. Ser. Vol. LXVIII, 1890*a*.

115. —— The external Morphology of the Lepidopterous Pupa; its relations to the other Stages and to the Origin and History of Metamorphosis.
Trans. Linn. Soc. London, 2nd Ser. Zool. Vol. V, 1890—91.

116. Quail (Ambrose). Life Histories in the Hepialid Group of Lepidoptera, with description of one new Species and Notes on Imaginal structure.
Trans. Ent. Soc. London, 1900.

117. —— Notes on Cossidae.
Entomologist, Vol. XXXVII, 1904.

118. —— On the tubercles of thorax and abdomen in first larval stages of Lepidoptera.
Ibidem 1904.

119. Ratzeburg (J. T. Ch.). Die Forst-Insecten. Th. I u. II. Berlin, 1840.

120. Réaumur (M. de). Mémoires pour servir à l'histoire naturelle et à l'anatomie des Insectes. Paris, 1736—1742 et Amsterdam, 1737.

121. Rees (J. van). Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von Musca vomitoria 134 S. 2 T.
Zool. Jahrb. Bd. III, 1888.

122. Riley (C. V.). The Philosophy of Pupation.
Am. Entomol. Vol. III. 1880.

123. —— Note on the eversible glands of larvae of Orgyia and Parorgyia.

124. Sasaki. On the affinity of our wild and domestic silkworms.
Annotat. Zool. Japon. 2 Pt. Vol. II, 1898.

125*. Schierbeek (A.). Over het setale patroon der Rupsen.
Versl. Verg. Wis. Nat. Afd. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, Deel XXIV, 1916.

126. Schröder (Chr.). Die Entwicklung der Raupenzeichnung und Abhängigkeit der letzteren von der Farbe der Umgebung.
Inaur. Diss. Berlin, 1894.

127. Schulze (P.). Die Nackengabel der Papilionidenraupen.
Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXXII, 1912.
128. Scudder (S. H.). A systematic Review of our present knowledge of fossil Insects, including Myriapods and Arachnids.
Bull. U. S. Geol. Surv. Vol. XXXI, 1886.
129. —— The butterflies of the Eastern United States and Canada with special reference to New-England. 1888—1889.
130. Sepp (J. C.). Beschouwingen der wonderen Gods in de minst geachte schepzelen of Nederlandsche Insecten. Amsterdam, 1762.
131. Sharp (D.). Insects I, II. Cambridge, 1901.
132. Siltala. Trichopterologische Untersuchungen 2.
Zool. Jahrb. Suppl. Bd. IX, 1907.
133. Spuler (A.). Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge.
Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. LIII, 1892.
134. —— Die Schmetterlinge u. Raupen Europa's. Stuttgart, 1910.
(3e Aufl. v. E. Hofmann, *Die Grossschmetterlinge*).
135. Stobbe (R.). Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden.
Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXXII, 1912.
136. Swammerdam (J.). Historia Insectorum generalis. Lugd. Bat. 1685.
137. —— Bijbel der Natuure. *Biblia Naturae.* Ed. J. Boerhaave, 1737.
138. Tichomiroff (A.). Über die Entwickelungsgeschichte des Seidenwurms.
Zool. Anz. Bd. II, 1874.
139. Tonge (A. E.). Some Moths and Butterflies and their Eggs. 1907.
140. Tower (W. L.). The development of the colors and colorpatterns of Coleoptera, with observations upon the development of color in other orders of Insects.
The decennial publ. of the Univ. of. Chicago. I ser. Vol. X, 1905.
141. —— An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa.
Carn. Instit. Publ. N°. 48, 1906.
142. Tsou (Y. H.). The body setae of Lepidopterous Larvae.
Trans. Am. Microsc. Soc. Vol. XXXIII, 1914.
143. Voss (Fr. v.). Über den Thorax von Gryllus domesticus.
Zeits. Wiss. Zool. Bd. C, 1911.
144. —— Ibidem, Bd. CI, 1912.
145. —— Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten.
Verhandl. deutsch. Zool. Ges. 23. Vers. 1913.
146. Wachtl u. Kornauth.
Mitt. forst. Versuchwesens Oesterreichs. Bd. XVI, 1893.
147. Walter (A.). Beiträge z. Morphologie d. Schmetterlinge.
Jenaisch. Zeitsch. f. Naturw. Bd. XVIII, 1885.
148. Walsingham (Lord). Biologica Centrali-Americana. Lepidoptera Heterocera. 1911.

149. Weismann (Aug.). Die Entwicklung der Dipteren im Ei.
Zeitsch. Wiss. Zool. Bd. XIII, 1863.
150. —— Die nachembryonale Entwicklung der Musciden.
Ibidem. Bd. XIV, 1864.
151. —— Die Metamorphose d. Corethra plumicornis.
Ibidem. Bd. XVI, 1866.
152. —— Studien zur Descendenztheorie. Leipzig, 1875—1876.
(Translated into English by Meldola).
II. Über die letzten Ursachen der Transmutationen.
1. Die Entstehung der Zeichnung bei den Schmetterlingsraupen.
2. Über den phyletischen Parallelismus bei metamorphischen Arten.
153. Wood (J. H.). Notes on the earlier stages of Nepticulae.
The Ent. Month. Magaz. 1894.
154. Zittel-Broili. Grundzüge der Palaeontologie. Bd. I, München, 1915.

EXPLANATION OF THE PLATES.

PLATE X. Synopsis of Nomenclature, 1886—1916.

Fig. 1. *Myscelia orsis* (*Nymphalidae*). Instar *I*, Immediately before moulting. To show the arrangements of the primary setae and the place of the secondary scoli. After W. MÜLLER (1886, Taf. 3, fig. 14).

» 2 and 3. *Acraea pellenea.* Hübn. (*Nymphalidae*). Instar *I.* To show the primary setae on the metathorax and the 2nd and 3rd abdominal segments, after W. MÜLLER (1886, Taf. 1, fig. 1).

» 4. *Hepialus lupulinus*, after H. G. DYAR (1894, p. 197). Observe the three setae above the stigma.

» 5. The arrangement of verrucae is of the "Arctian type", marked according to H. G. DYAR's system (1894, p. 198).

» 6. An abdominal segment of a *Psychid* larva. Adapted from a figure by H. G. DYAR (1884, p. 198). Observe the three setae above the stigma.

» 7. Thoracic scheme, marked according to DYAR's system (1894 *b*).

» 8. Thoracic scheme after O. HOFMANN (1898). The subprimary setae are marked with an asterisk. H. G. DYAR himself agreed with this system in 1901. The differences between his opinion at this date and that of 1894 are given in Roman cyphers.

» 9 and 10. *Melanchria nutans.* (*Noctuidae*). Instar *II.* The setae on a metathoracic and an abdominal segment, after the ideas of A. QUAIL (1904 *b*). Mark seta III B.

» 11 and 12. Metathorax and abdomen with primary setae, according to the system of W. T. M. FORBES (1910), cited by ST. B. FRACKER (1915).

» 13. *Pieris brassicae* L. Instar *V.* The rows of pigment-spots, with the names given by J. F. VAN BEMMELEN (1913, p. 115).

» 14. *Hepialus humuli.* Metathorax and 1st abdominal segment of a mature larva. Adapted from a figure by Y. H. TSOU (1914, Pl. X, fig. 1 *c*, *d*). Compare figure 4, 22, 23, 24, 25 of this plate.

» 15. Hypothetical type showing twelve primary setae. The three usual subprimaries are dotted in. The spiracle is shown in both prothoracic (thor.) and abdominal (abd.) positions. After ST. B. FRACKER (1915, Pl. I, fig. 1).

Fig. 16. *Atteva aurea* (*Yponomeutidae*). Metathorax. To show the thoracic setae of a typical *Micro*. After St. B. Fracker (1915, Pl. V, fig. 36).
» 17. *Feltia glandaria* (*Noctuidae*). Instar *I*. 6th abdominal segment. Marked according to St. B. Fracker's system (1915, Pl. IV, fig. 29). Note seta ρ in this figure and in figure 15.
» 18. Mesothoracic and metathoracic scheme, according to my view. Type **II**. Note the wing-rudiment.
» 19. The primary setae on a typical abdominal segment. Type **I**.
» 20. Type **I***a*, the usual arrangement of the *Saturniidae*.
» 21. Type **I***b*, the armature of some *Lymantridae*.
For fig. 18, 19, 20, 21 see Chapter V, p. 302 sqq.

» 22. *Hepialus hectus* Linn. Instar *I*, dorsal aspect,
» 23. » » » » », lateral aspect.
» 24. » » » » », ventral aspect.
» 25. *Hepialus* cf. *lupulinus* Linn. Instar *V*, lateral aspect. Compare fig. 4 and 14.
» 26. *Zeuzera pyrina* Linn. (*Cossidae*), mature larva. Coll. Kall. Pro-, meso- and metathorax, and abd. 1, 2, 3, lateral aspect.
» 27. » » Pro-, meso- and metathorax, abd. 1, dorsal aspect.

PLATE XI.

» 1. *Bombyx mori*. Instar *I*, newly hatched, dorsal aspect.
» 2. » » » » » » lateral aspect.
» 3. » » » » just before moulting, lateral aspect.
» 4. » » » *II*, just after moulting » »
Mark the numerous secondary setae.
» 5. » » Abdominal segment 5 of mature larva.
Observe the primary verrucae between the secondary setae.
» 6*a*, *b*. *Lasiocampa rubi* (*Lasiocampidae*). Prothorax, mesothorax and abd. segment 5 of Instar *III*.
» 7. » » Abdominal segment 5 of mature larva.

» 8. *Ocneria dispar* (*Liparidae*). Instar *I*, dorsal aspect.
» 9. » » » » » lateral aspect.
» 10. » » » » » the curious setae, which disappear after moulting.
» 11*a*, *b*. » » » mature larva. Prothorax and 5th abdominal segment (see Type **I** *b*, Plate X, fig. 21).
» 12. *Porthesia chrysorrhoea* (*Liparidae*) Instar *I*, dorsal aspect.
» 13. » » » » » lateral aspect.
» 14. » » » mature larva. Pro- and mesothorax.
» 15. » » » » » 6th abdominal segment.

PLATE XII.

Fig. 1. *Orgyia antiqua* (*Liparidae*). Instar *I*, ventral aspect.
» 2. » » » » *I*, lateral aspect.
» 3. » » » » *II*, » »
» 4. » » » » *III*, » »
» 5. » » » » *IV*, pro-, meso- and metathorax, abdominal segm. 1.
» 6. » » » » *V*, mature larva, partly after J. HÜBNER (1786).

Fig. 1—6 show the ontogeny of the plumose setae and Type **I** *b*.

» 7. *Phalera* (*Pygaera*) *bucephala* (*Notodontidae*). Instar *I*, lateral aspect.
» 8. » » » Instar *I*, dorsal aspect.
» 9. » » » » » ventral aspect.
» 10. » » » » *II*, lateral aspect.
» 11. » » » » *III*, prothorax, mesothorax, abd. segment 5.
» 12. » » » » *IV*, prothorax, abd. segment 5.
» 13. » » » » *V*, mature larva, abd. segment 5.

Fig. 7—13 show the development of stripes.

» 14. *Saturnia pavonia*, Instar *I*. Type **I** *a*.
» 15. » » » *V*, mature larva, 5th abd. segment.

PLATE XIII.

» 1. *Sphinx ligustri*. Instar *I*, lateral aspect.
» 2*a*, *b*. *Smerinthus tiliae*. Instar *I*, lateral aspect.
» 3*a*, *b*. *Smerinthus populi*. Instar *I*, » »

Fig. 1—3 show the primary setae and the secondary forked ones. Observe *seta prostigmalis*..

» 4. *Arctia caja*. Instar *I*, lateral aspect.
» 5*a*, *b*. » » » *III*, prothorax and 5th abdominal segment.
» 6. *Ocnogyna lubricipeda* (*Arctiidae*), mature larva.
» 7. *Euchelia jacobaea*. (*Arctiidae*) Instar *I*?, lateral aspect.

Fig. 4—7 show the development of the plumed setae and the occurrence of verrucae and primary setae in this family. Compare Plate X, fig. 5.

» 8*a*, *b*. *Mamestra brassicae* (*Noctuidae*), prothorax, mesothorax and 5th abdominal segment of mature larva.
» 9*a*, *b*. *Acronycta psi* (*Noctuidae*), metathorax, 1st and 8th abdominal segments of mature larva.

Observe the origin of the fleshy horns from *v. dorsalis* and *v. subdorsalis*.

» 10. *Depressaria nervosa* (*Noctuidae*). Coll. KALL. Note the arrangement of the pigment-spots, according to Type **I** and the absence of setae.

Compare with fig. 8, 9, 10, Pl. X, fig. 9, 10, 17.

Fig. 11. *Thyris fenestrella*, mature larva. Coll. KALL., dorsal aspect.
» 12. » » » » » » ventral aspect.
» 13. » » » » » » lateral aspect.
» 14. *Vanessa urticae* (*Nymphalidae*). Instar *I*.
» 15. » » mature larva, 5th abd. segment.

PLATE XIV.

» 1. *Pieris brassicae*. Instar *I*, newly hatched, dorsal aspect.
» 2. » » » » immediately before the moulting, lateral aspect.
» 3. » » » *II*, partly dorsal, partly lateral aspect.
» 4. » » » *III*, lateral aspect.
» 5*a*, *b* » » » *IV*, pro-, meso- and metathorax, 1st abd. segment; abd. segm. 2, 3, 4, 5, 6.
» 6*a*, *b* » » » *V*, pro-, meso- and metathorax, abd. segm. 5 of mature larva.
» 7. » » Pupa, abdomen.

Compare Plate X, fig. 13. Observe the development of the chalazae from the primary setae, the origin of the stripes, the reduction of the pupal pigment-spots in comparison with the mature larva, and *v. dorsolateralis* on the pupa.

» 8. *Pieris napi*. Instar *I*.
» 9. » » » *II*.
» 10*a*, *b* » » » *III*, pro- meso- and metathorax, 5th abd. segm.
» 11. » » » *IV*, abdom. 5.
» 12. » » » *V*, abdom. 5 of mature larva.
» 13. » » Pupa, abdomen.

Observe the development of the secondary setae and the disappearance of the primitive arrangement.

The pupa has the same pattern as Instar *I*, with a well developed *s. dorsolateralis*. Note the increase of the pigment-spots in comparison with the mature larva.

» 14. *Sericinus telamon* (*Papilionidae*), mature larva.

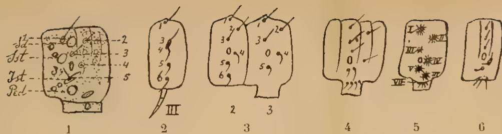
Coll. Kall. Pro-, meso- and metathorax, abdom. 1.

Observe the osmaterium on the place of *v. dorsalis*.

CONTENTS.

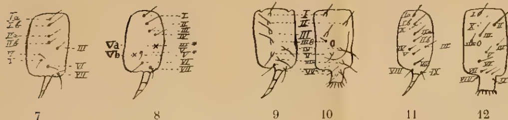
		Page.
Chapter I.	Introduction, Material and Method	261.
	§ 1 Introduction	261.
	§ 2 Material and Method	263.
Chapter II.	Literature	266.
Chapter III.	On the Structure of the Thoracic Segments	280.
Chapter IV.	On the Number of the Segments and on the Abdominal Legs	287.
Chapter V.	Nomenclature and Primitive Pattern	290.
Chapter VI.	Systematic Synopsis of the Setal Pattern of Caterpillars	307.
	(The following caterpillars are described in detail and figured on Plate I—V).	
	Hepialus hectus	310.
	Hepialus spec. cf *lupulinus*	312.
	Cossus cossus	317.
	Zeuzera pyrina	318.
	Pygaera bucephala	325.
	Lymantria dispar	331.
	Euproctis chrysorhoca	333.
	Orgyia antiqua	337.
	Lasiocampa rubi	343.
	Bombyx mori	345.
	Saturnia pavonia	351.
	Sphinx ligustri	354.
	Smerinthus tilaie	356.
	Smerinthus populi	357.
	Hypocrita jacobaea	359.
	Arctia caja	359
	Spilosoma lubricipeda	361.
	Nonagria nervosa	363.
	Mamestra brassicae	363.
	Acronycta psi	363.
	Thyris fenestrella	367.
	Pieris brassicae	371.
	Pieris napi	375.
	Vanessa urticae	379.
	Sericinus telamon	381.

Chapter VII. Comparison between the Patterns of Caterpillars and those of the Pupa, the Imago and other Larvae of Insects. 382.
Chapter VIII. General Considerations and Synopsis of the Results . . . 394.
Bibliography . . . . 404.
Explanations of Plates . . . . 412.



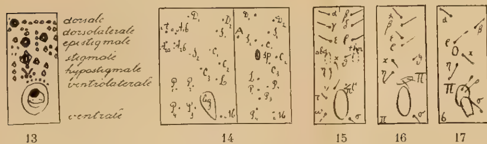
1 2 3 4 5 6

After W. Müller, 1886. After H. G. Dyar, '94.



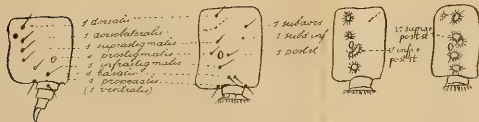
7 8 9 10 11 12

After Dyar 1894. After O. Hofmann '98. „ Dyar? 1901. After Quail '94. After Forbes '10.



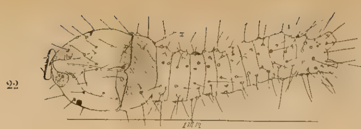
13 14 15 16 17

After J. F. v. Bemmelen '12. After Tsou '14. After Fracker 1915.

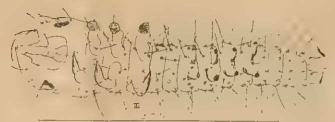


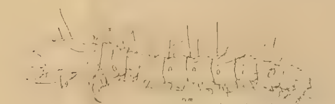
18 19 20 21

Type II. Type I. Type Ia. Type Ib.

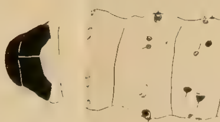
22


23


24


25


26


27


A. Schierbeek del.

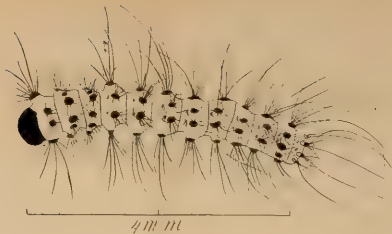
1


2


3

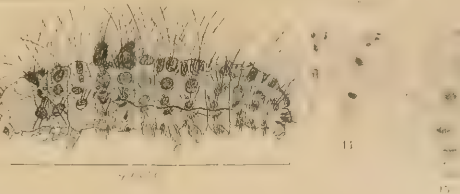

4


5

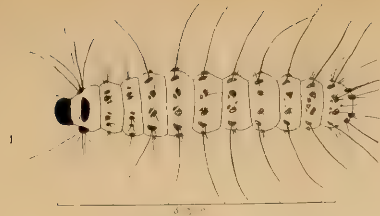

8


9


12

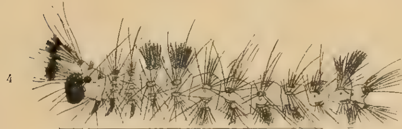

13


A. Schierbeek del.

1


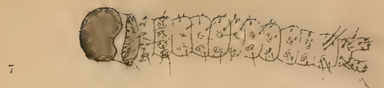
2


3

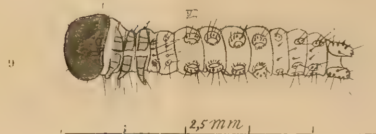

4


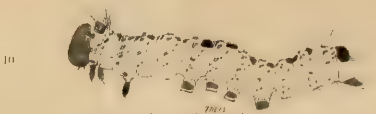
5

6


7


8

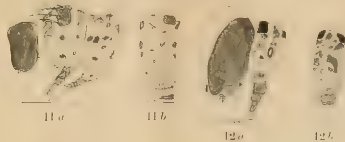

9


10


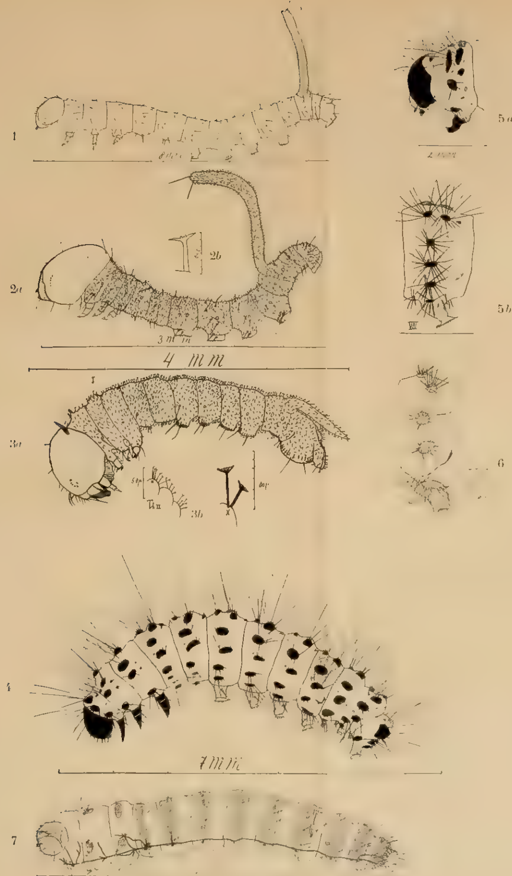
11 a 11 b 12 a 12 b 13
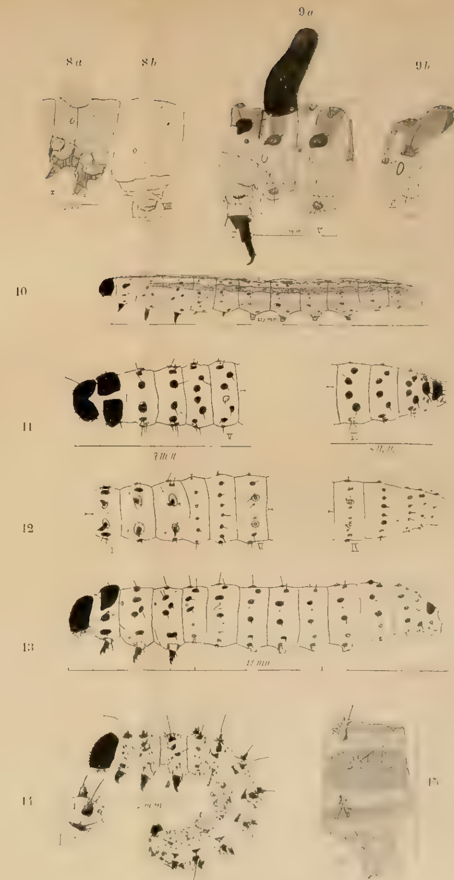

14


15

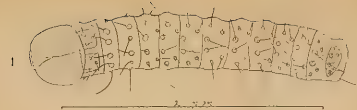



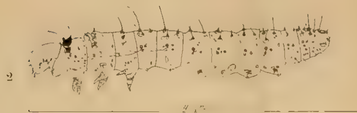
A. Schierbeek del.



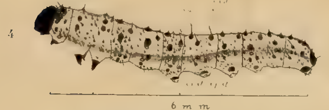


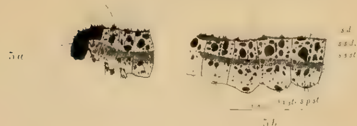
A. Schierbeek del.

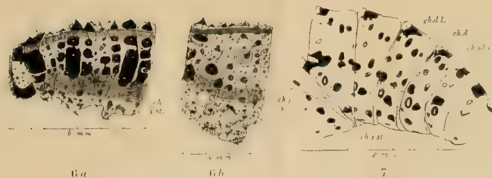

1

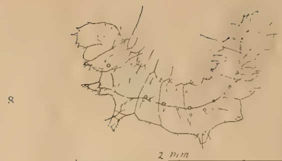

2


3

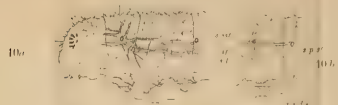

4


5a 5b

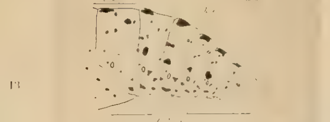

6a 6b 7


8

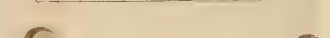

9


10a 10b


12 11


13


14



A. Schierbeek del.

DIE EMBRYONALENTWICKLUNG VON BALANUS BALANOIDES LINN.

VON

Dr. H. C. DELSMAN,
Zool. Institut, Leyden.

(Mit Tafel XV—XXIX und 8 Figuren im Text).

INHALTSÜBERSICHT.

		S.
I.	Einleitung	419
II.	Historisches	423
III.	Das ungefurchte Ei	430
IV.	Nomenklatur	435
V.	Eifurchung und Keimblattbildung	437
VI.	Allgemeines und Vergleichendes über die Eifurchung	462
VII.	Allgemeines und Vergleichendes über die Keimblattbildung	492
VIII.	Anlage von Stomodäum, Proctodäum und Extremitäten	504
IX.	Zusammenfassung	511
	Literatur	514
	Erklärung der Tafeln	517

I. Einleitung.

In meiner vorigen Arbeit, über die Eifurchung und Gastrulation von *Emplectonema gracile*, konnte ich schon als fünfte und letzte einer Reihe von Untersuchungen auf dem Gebiete der Eifurchung und Keimblattbildung verschiedener Evertebraten, die vorliegende Arbeit über *Balanus balanoides* ankündigen. Das Studium der sog. Cell-lineage, eines jungen, aber viel versprechenden Zweiges der biologischen Wissenschaft, hat schon zu manchen überraschenden Resultaten geführt. Aber daneben ergaben sich ebensoviele neue Probleme, welche noch der Beantwortung harren. Vom vergleichend-morphologischen Standpunkt betrachtet machen die Ergebnisse der Cell-lineageforschung oft einen etwas launenhaften Ein-

druck. Bisweilen weisen verschiedene Tiergruppen in ihren ersten Entwicklungsvorgängen eine so grosse und vollkommene Übereinstimmung auf, dass daraus nicht anders als auf eine nahe Verwandtschaft geschlossen werden kann. In anderen Fällen dagegen bieten zweifellos nahe verwandte Gruppen in ihren jüngsten Entwicklungsstadien so ganz verschiedene Bilder dar, dass die Vorgänge in beiden Fällen nur schwerlich auf einen gemeinsamen Grundplan zurückzuführen sind. Dazwischen giebt es Fälle, wo Übereinstimmung vielleicht zu finden wäre, wenn das Material unserer Kenntnisse nur noch ein wenig angefüllt würde. Vermehrung unseres Tatsachenmaterials wird hoffentlich allmählich zu tieferer Einsicht führen, die Einheit in der Vielheit zutage treten lassen und die Unterschiede möglichst erklären. Es war daher meine Absicht, in dieser Serie an Vertretern möglichst verschiedener Tiergruppen die Eifurchung und Keimblattbildung zu studieren.

Nach der Beendigung der vorigen Arbeit wünschte ich namentlich die Entwicklung der Crustaceen einmal persönlich kennen zu lernen. Ebenso charakteristisch wie die Trochophora für Würmer und Mollusken ist die Naupliuslarve für die Crustaceen und in denjenigen Gruppen, wo dieselbe nicht mehr zur Entwicklung gelangt, fehlt es doch nicht an Anzeigen dafür, dass auch ihre Vorfahren einmal dieses Stadium durchlaufen haben müssen. Das Studium einer Form mit Nauplisentwicklung verspricht uns daher auch dem Verständnis der Grundlagen der Entwicklung derjenigen Gruppen näher zu bringen, wo diese Larvenform unterdrückt ist, zumal die Entwicklungsvorgänge sich bei jenen am genauesten studieren lassen. Nur bei den Formen mit Naupliuslarve, wozu ausser den Entomostraca auch einzelne Schizopoden (Euphausiaceen) und sogar Decapoden (Penaeideen) zu rechnen sind, finden wir nämlich eine totale Eifurchung und determinative Entwicklung, so dass z. B. die Anlage der Keimblätter sich hier sehr genau verfolgen lässt. Auch lässt sich hier am ehesten der Anschluss an die Annelidenentwicklung erwarten.

Nur in einem einzigen Fall ist es bis jetzt gelungen, die „Cell-

lineage" an einem Vertreter der Crustaceen bis zur vollendeten Keimblätterbildung zu verfolgen, und zwar bei einigen Arten des Genus *Lepas*, dessen Eifurchung und Keimblattbildung in dieser Weise von BIGELOW (1902) studiert wurden. Dies brachte mich auf den Gedanken, es einmal mit *Balanus* zu versuchen, und es zeigte sich, dass *Balanus balanoides* hierzu ein sehr günstiges Objekt ist.

Die Untersuchung wurde angefangen im Herbst 1914 in der Zoologischen Station der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging zu Helder und vollendet im Frühling 1915 im Zoötomischen Institut der Universität Leyden.

Die Beschaffung des Materials ging ungemein leicht von statten. In unermesslicher Zahl sitzt *Balanus balanoides* auf den Steinen und Pfählen des Seedeiches im Hafen von Helder. Besonders bequem lassen sich die auf Miesmuscheln sitzenden Exemplare verwenden. Men braucht sie nur mit einem Messer davon abzulösen und findet dann in der Mantelhöhle die beiden Eischläuche, welche je Hunderte von Eiern enthalten. Wie HOEK (1876) angiebt, trifft man die ersten befruchteten Eier gegen Mitte November an und innerhalb weniger Tage erfolgt die Eiablage bei sämtlichen Individuen. Als ich am 17. November 1914 die ersten Proben für diese Untersuchung fixierte, fürchtete ich schon zu spät zu sein, denn in den allermeisten Eiklümpchen fanden sich die Eier schon in weit vorgeschrittenen Teilungsstadien. Dennoch gelang es mir glücklicherweise noch, auch von den früheren und frühesten Stadien ein ziemlich reichliches Material zu sammeln, indem ich mehrere Proben von verschiedenen Orten im Hafen untersuchte.

Die Entwicklung geht bei sämtlichen Tieren ungefähr gleich schnell vor sich, sodass man bei Eröffnung einer Probe immer ungefähr die gleichen Entwicklungsstadien findet, obschon natürlich besonders in den ersten Tagen kleinere oder grössere Unterschiede dadurch bedingt werden, dass die Eier nicht alle am selben Tage abgelegt worden sind. Grösser noch ist natürlich die Übereinstimmung bei den Eiern aus ein und demselben Eiklümpchen, welche praktisch alle in genau demselben Stadium verkehren.

In den letzten Novemberwochen wurden Proben in Zwischenräumen von 1—2 Tagen fixiert, später mit grösseren Zwischenräumen. Die ganze Entwicklung bis zum Ausschlüpfen des Nauplius dauert, wie HOEK (1876) angiebt, drei Monate, und findet während der Wintermonate statt. Leider erwiesen sich die Zwischenräume, womit ich die letzten Proben fixierte, ein wenig zu gross, was auch damit zusammenhängt, dass ich am 1. Januar nach Leyden übersiedelte. Dadurch konnte ich zwar die Eifurchung und Keimblattbildung, die hier doch auch das Hauptziel der Untersuchung bildeten, sehr vollständig verfolgen, meine Schilderung der späteren Entwicklung bis zum Nauplius musste jedoch etwas fragmentarisch sein; ich werde sie vielleicht später noch einmal ein wenig vervollständigen können [1]).

Fixiert wurde mit Pikrinessigsäure, wozu die Eiklümpchen zuerst in kleinere Stückchen zerzupft wurden. Eine leicht eindringende Fixierungsflüssigkeit musste gewählt werden, weil die Eihaut sich sehr wenig permeabel erwies. Die Eier wurden dann in der üblichen Weise durch Alkohol 30°/₀ und 50°/₀ in 70 oder 80°/₀ übergeführt und hierin aufbewahrt. Zum Färben musste wegen der Undurchdringbarkeit der Eihaut zu einem Kraftmittel gegriffen worden. Die Eier wurden die Nacht über in unverdünntem Hämatoxylin nach EHRLICH gelassen. Morgens war dann wenigstens ein Teil der Eier intensiv gefärbt, während freilich der grössere Teil keine Spur des Farbstoffes aufgenommen hatte. Übergänge zwischen beiden Extremen kamen vor, aber waren doch nicht zahlreich. Vielleicht liegt der Unterschied daran, dass bei den sich färbenden Eiern die Eimembran beim Zerzupfen der Eiklümpchen beschädigt worden war, sodass der Farbstoff zutritt hatte. Nicht immer war dies jedoch der Fall, sonst hätte auch kürzere Färbung mit verdünntem Hämatoxylin wohl bessere Resultate geliefert. Die gefärbten Eier mussten nachher wieder mit angesäuertem Alkohol behandelt werden, bis das Plasma hell,

1) Zum Teil ist dies indessen schon geschehen, indem die Veröffentlichung dieser Arbeit durch Umstände einige Jahre verzögert wurde. So konnte das Kapitel VIII später hinzugefügt werden.

die Kerne dunkel gefärbt waren. In Nelkenöl aufgehellt liessen diese Eier sich leicht isolieren und lieferten prachtvoll durchsichtige Präparate. Namentlich boten sie auch so schöne optische Schnitte dar, dass bis nach Vollendung der Keimblattbildung die Anfertigung wirklicher Schnitte, welche sich auch nie so genau hätten richten lassen als jetzt durch Umrollen des Eies unter dem Deckglase möglich war, sich als völlig überflüssig erwies. Das Äussere und das Innere liessen sich an den Totalpräparaten gleich gut studieren. Nur wenn die Organanlage anfängt, werden wirkliche Schnittserien unerlässlich.

Alle Abbildungen, sowohl von Totalansichten als von optischen und wirklichen Schnitten, wurden mit dem Zeichenapparat angefertigt.

II. Historisches.

Über die embryonale Entwicklung der Balaniden liegen schon mehrere grössere oder kleinere Arbeiten oder Mitteilungen vor.

Als die älteste ist zu erwähnen die Untersuchung Buchholz's (Münter und Buchholz, 1869) an *Balanus improvisus* aus der Ostsee. Von Mitte August bis in die erste Hälfte des October fand Buchholz in der Mehrzahl der von ihm untersuchten Individuen Embryonen in verschiedenen Stadien der Entwicklung. In der Regel trifft man nach ihm die verschiedenen Stadien des Furchungsprocesses bei demselben Individuum und innerhalb derselben Eilamelle gleichzeitig neben einander an, ganz anders also als bei der von mir untersuchten Art (s. unten bei Hoek). Auch ausserhalb des Muttertieres entwickelten sich die Eier in reinem Seewasser sehr gut weiter. So konnte Buchholz die Dauer der ganzen Embryonalentwicklung, von den ersten Furchungsstadien an bis zu dem Ausschlüpfen der Larven, feststellen. Er fand dafür bei warmem Wetter im August 4 bis 5 Tage, im September und October eine Woche bis 14 Tage. Bei *Balanus balanoides*, wo die Eier sich im Winter entwicklen, finden wir hierfür, wie erwähnt, nicht weniger als drei Monate.

Buchholz' Schilderung beginnt mit dem ungefurchten Ei, dessen Länge 0,11—0,12 mm bei einer Breite von 0,089—0,09 mm beträgt. Bei der ersten Teilung entstehen zwei Furchungskugeln, deren Grösse so wenig verschieden ist, dass B. sie „ziemlich gleich gross" nennt, dann aber die Bemerkung macht, dass es mitunter den Anschein hat, als ob die eine etwas grösser sei als die andere. Die weitere Furchung beschreibt er fernerhin so, dass „die eine der beiden primären Furchungskugeln sich successiv weiter teilt und sich schliesslich zur Keimhaut ausbildet, während die andere von dem Furchungsprocess völlig unberührt bleibt, und, bis zum Ablauf desselben ihre ursprüngliche Grösse beibehaltend, von den übrigen Furchungskugeln schliesslich umwachsen wird und auf diese Weise zum inneren Nahrungsdotter sich gestaltet." Hier macht Buchholz offenbar wieder einmal den in älteren Arbeiten über die Entwicklung von Mollusken, Würmern u. s. w. ziemlich allgemein verbreiteten Fehler, dass die weitere Abschnürung von Mikromeren seitens des oder der Makromeren übersehen wird. Dennoch bildet er nach dem zweizelligen richtig das vierzellige Stadium ab, das er jedoch durch zweimalige Teilung eines der beiden ersten Blastomeren entstehen lässt.

Buchholz beschreibt nun weiter, wie das Blastoderm die Dotterkugel umwächst, und wie dann die letztere selbst sich zu zerklüften anfängt, zuerst in zwei, dann in vier und schliesslich in eine immer grössere Anzahl kleinerer Kugeln. Auch die Richtungsänderung der Berührungsfläche der beiden ersten Makromeren, welche zuerst durch die Längsachse des Eies verläuft, später einen Winkel mit derselben bildet, oder sogar quer zu ihr zu liegen kommt, wurde von ihm beobachtet, obgleich er die verschiedenen Lagen nicht als aufeinander folgende Stadien erkannte. Übereinstimmend mit meinen Befunden an *Balanus balanoides* schildert er dann die birnförmige Gestalt, welche das Ei allmählich annimmt, das Auftreten der Segmentierung und der Extremitätenhöcker und die weitere Ausbildung zur Naupliuslarve.

Den Resultaten Buchholz' schliessen sich diejenigen von Hoek (1876) an *Balanus balanoides* grossenteils an. Wie schon erwähnt

wurde, fand Hoek die ersten befruchteten Eier in der Mantelhöhle gegen Mitte November und dauert die Entwicklung, welche bei allen Tieren ungefähr gleichzeitig fortschreitet, nicht weniger als drei Monate, so dass im Februar die Nauplii ausschlüpfen. Der Längendurchmesser des Eies beträgt 0,29 bis 0,31 mm, der Querdurchmesser 0,16 bis 0,19 mm, das Ei ist also beträchtlich grösser als dasjenige von *Balanus improvisus*. Hierzu stimmt, dass auch die erste Furchung eine viel deutlicher inäquale ist als bei der eben genannten Art, während auch der Unterschied an Dottergehalt der beiden ersten Furchungskugeln hier viel deutlicher zutage tritt. Indessen wurde die erste Furchung von Hoek nicht als eine Zellteilung erkannt, er beschreibt sie vielmehr als eine allmähliche Trennung von Bildungs- und Nahrungsdotter, welche so weit geht, dass schliesslich zwei Furchungskugeln anwesend sind. Später beschreibt er noch einmal, wie die Trennung von fein- und grobkörnigem Plasma bei *Balanus* dadurch bewirkt wird, dass „das feinkörnige Plasma sich an einer Stelle [scil. des ungefurchten Eies, D.] ansammelt, nach aussen schwitzt, sich dann furcht und das grobkörnige umwächst".

Die Abschnürung weiterer protoplasmatischen Zellen durch die Dotterzelle, wurde auch von Hoek offenbar übersehen, auch nach ihm ist es die kleinere Zelle des Stadiums 2, welche durch fortgesetzte Teilung die Mikromerenkappe liefert, welche allmählich den „Nahrungsdotter" umschliesst. Zuletzt fängt auch der Nahrungsdotter an sich zu zerklüften. Während aber Buchholz meint, dass dieser Vorgang „so regelmässig verläuft, dass man in demselben die Furchung der bis jetzt in einem ruhenden Zustande gebliebenen zweiten primären Furchungskugel erblicken könnte", kann Hoek dies durchaus nicht bestätigen, indem es ihm nicht gelang, einige Regelmässigkeit zu entdecken, so dass er meint „deshalb bestimmt versichern zu können, dass die Zerklüftung des Nahrungsdotters ein Process von secundärem Werth ist und wohl nicht mit der Anlage des Darmrohres in Zusammenhang steht". Indessen haben spätere Untersuchungen gelehrt, dass hierin Buchholz' Meinung richtiger war als diejenige Hoek's,

der in der Dotterzelle offenbar etwas dem Dotter z. B. des Teleosteer-Eies ähnliches erblickt und sie nicht als Zelle erkennt.

Die Angaben über die weitere Entwicklung wollen wir nicht genauer verfolgen, weil uns hier besonders die Eifurchung und Keimblattbildung interessieren. Über die Entstehung des mittleren Keimblattes werden keine Angaben gemacht. Schön ausgeführt sind die Abbildungen zu HOEK's Artikel, dennoch sind sie nicht immer so völlig zuverlässig, wie die darauf verwendete Sorgfalt uns dürfte glauben machen.

Zwei Jahre später folgt eine kurze Mitteilung LANG's (1878) über die Eifurchung und Gastrulation bei *Balanus perforatus*. Für die Durchmesser des Eies giebt er nach GROOM (1895) einen viel zu hohen Wert, nämlich 0,3 auf 0,5 mm. Nach GROOM betragen sie nur 0,107 auf 0,183 mm. Übrigens stimmt er in seiner Schilderung der Eifurchung mit den beiden vorigen Autoren, namentlich mit BUCHHOLZ überein. Auch er lässt aus der kleineren der beiden ersten Zellen die ganze Entodermzellenkappe durch fortgesetzte Teilung hervorgehen. Nachdem der Urmund geschlossen ist, teilt sich auch die Dotterzelle senkrecht zur Längsachse des Eies in zwei Entodermzellen, dann in mehrere, welche immer kleiner werden.

NASSONOW (1885) macht bei seinen Beobachtungen an einer nicht näher genannten *Balanus*-Art zum ersten Male eine Angabe über den Ursprung des Mesoderms. Auch er leitet wieder das ganze Ektoderm aus der kleineren der beiden Zellen des Stadiums 2 ab. Aus der grösseren entsteht nach ihm Entoderm und Mesoderm. Zwar scheint er einmal die Abschnürung einer Mikromere durch die Dotterzelle beobachtet zu haben, aber es gelang ihm nicht diese Beobachtung zu wiederholen, so dass er sich nur vorsichtig darüber äussert. KORSCHELT und HEIDER indessen schliessen in ihrem Lehrbuch aus NASSONOW's Figuren schon, dass vom Dotter offenbar neue Zellen abgeschnürt werden. Die erste Teilungsfläche der Dotterzelle liegt nach ihm in der Längsrichtung, mehrere Teilungen folgen. Die Bildung des Mesoderms beschreibt er dann so, dass „der protoplasmatische Theil zweier symmetrisch

liegender Entodermsegmente sich abgetheilt hat und dass die sich abgetheilten Theile des Protoplasmas, mit Kernen versehen, auf die Oberfläche der Entodermsegmente herausgekommen sind und sich an der Bauchseite unter das Ectoderm gelegt haben. Auf diese Weise bildet sich, wie es scheint, vom Blastoporus aus die ganze symmetrische Mesodermplatte". Ungefähr an der Stelle des Blastoporus bildet sich der Enddarm.

Während die vorhergehenden Untersucher die lebenden Eier studierten, wurden Cirripedien-Eier zuerst gefärbt und aufgehellt und auch geschnitten von Groom (1895). Dieser verfolgte die embryonale Entwickelung mehrerer Arten sowohl von Lepadiden wie von Balaniden, und fand dabei eine grosse Gleichförmigkeit. Von Balaniden wurde besonders *Balanus perforatus* studiert. Groom betont zum ersten Male, dass von der Dotterzelle mehrere Mikromeren nach einander abgetrennt werden, welche sich dann weiter teilen und zusammen das Ektoderm bilden. Gleich nach dem Verschluss des Blastoporus teilt sich der Dotter in zwei Hälften und diese beiden Dotterzellen fangen nun an Mesodermzellen abzuschnüren, wahrscheinlich — aber Groom ist diesbezüglich seiner Sache nicht ganz sicher — an der Stelle, wo der Blastoporus sich geschlossen hat. Diese Abschnürung von Mesoblastzellen fährt so lange fort, bis eine grössere Zahl derselben gebildet ist. Groom stimmt also darin mit Nassonow überein, dass auch nach ihm der Mesoblast ausschlieslich entodermalen Ursprungs ist, nur werden nach ihm nicht nur ein Paar, sondern mehrere Mesoblastzellen von den beiden ersten Entomesoblasten abgeschnürt.

Während anfänglich der Mesoblast am hinteren Ende des Embryos konzentriert ist, breitet er sich allmählich als eine Zellenplatte unter dem dorsalen Ektoderm aus, wo bald die Anlagen der paarigen Körperanhänge auftreten. Im Gegensatz zu allen vorhergehenden Untersuchern gelangt Groom nämlich zum Schluss, dass die Anlage der Extremitäten nicht ventral, sondern dorsal auftritt. Die weiteren Angaben über die embryonale und larvale Entwicklung der Nauplii wollen wir nicht in Einzelheiten verfolgen.

Die Eifurchung wurde von Groom nicht weit in ihren Einzel-

heiten verfolgt, er glaubt darin eine gewisse Unregelmässigkeit zu finden und schreibt am Schluss: „In describing the details of division of the cells of the blastoderm and yolk-endoderm much variation has been shown to occur, so much indeed that the process may be termed irregular. Such differences show well the morphological insignificance of the details of cell division in the present case, for the Nauplii vary proportionately much less".

Bis so weit haben wir nur die Arbeiten uber die *Balanus*-Entwicklung berücksichtigt. Wie besonders GROOM gezeigt hat, weist die Entwicklung von Lepas hiermit grosse Übereinstimmung auf. Die verschiedenen Arbeiten über die Entwicklung anderer Cirripedien wollen wir hier indessen nicht näher besprechen. Nicht unerwähnt darf jedoch die wichtige Arbeit BIGELOW's (1902) bleiben, welche, im Gegensatz zu den Schlüssen zu denen GROOM (s. oben) gelangte, zeigte, dass auch die Methode der Cell-lineage sich auf die Cirripedienentwicklung anwenden lässt, indem die Teilungen ganz gesetzmässig verlaufen. Er verfolgte nämlich bei *Lepas anatifera* und *fascicularis* die Eifurchung und das Schicksal der einzelnen Zellen bis zu vollendeter Keimblattbildung. Das Material wurde gesammelt in der Zoologischen Station zu Wood's Hole Mass., woher so viele schöne Untersuchungen über Cell-lineage stammen. Den Angaben BIGELOW's über die Eifurchung schliessen sich meine Beobachtungen an *Balanus* so eng an, dass ich sie in Einzelheiten am besten bei der Schilderung der letzteren zum Vergleich heranziehen kann. Die Zahl der nach einander von der Dotterzelle abgeschnürten Mikromeren stellt er als vier fest. Die Furchung nimmt bald einen bilateral symmetrischen Charakter an. Die Dotterumwachsung findet statt in der Weise, wie sie schon von früheren Autoren mehrmals beschrieben wurde. Bezüglich der Mesodermbildung weicht BIGELOW von seinen Vorgängern ab, der Mesoblast entsteht nicht, wie die letzteren angeben, aus der Dotterzelle, nachdem der Blastoporus sich verschlossen hat, sondern aus den vier von der Dotterzelle abgeschnürten protoplasmatischen Zellen oder Mikromeren, welche somit das Ecto- und das Mesoderm liefern, während die dann übrigbleibende Dotterzelle rein entodermal ist. Dabei unterscheidet

Bigelow noch „primary" und „secondary mesoblasts". Die vierte und letzte von der Dotterzelle abgeschnürte Mikromere ist nämlich ganz mesodermal, sie teilt sich bald in zwei symmetrisch am hinteren Blastoporusrande gelegene Tochterzellen, welche bald unter die Oberfläche sinken. Dies nennt Bigelow „primary mesoblast", während die „secondary mesoblasts" von vier am Vorderrande des Blastoporus gelegenen Mikromeren, Nachkommen der 1. und 2. von der Dotterzelle abgeschnürten Mikromere, welche ebenfalls in die Tiefe sinken, geliefert werden. Hierbei hat Bigelow an das Ento- und Ektomesoderm der Anneliden, Mollusken und Polycladen gedacht, wo die Urzellen des Entomesoderms, die Teloblasten, ebenfalls zwei symmetrisch am Hinterrande des Blastoporus gelegene Zellen sind, während das Ektomesoderm gewöhnlich mehr an Vorder- und Seitenrändern aus dem Ectoderm entsteht. Wie ich später dartun werde, halte ich indessen diese Unterscheidung von Bigelow's beiden Arten von Mesoderm für nicht berechtigt. Dagegen wurde von ihm offenbar übersehen, dass nach dem Verschluss des Blastoporus von den beiden dann entstandenen Dotterzellen noch je eine Mesoblastzelle abgeschnürt wird; hiernach aber dürfen wir sie erst als rein entodermal betrachten.

Das Proctodäum entsteht an der Stelle des Blastoporusverschlusses und ebenso wie Groom gelangt auch Bigelow zum Schluss, dass die Anlagen der Extremitäten zuerst auf der künftigen Dorsalseite auftreten.

Den Arbeiten über die früheste Entwicklung der Cirripedien schliessen sich diejenigen über Copepoden und Malacostraken mit determinativer Furchung und Naupliuslarve an. Für die Copepoden haben wir die Untersuchungen von Grobben (1881) an *Cetochilus septentrionalis*, von Urbanowisz (1884) und Häcker (1892—97) an *Cyclops*, von Amma (1911) an mehreren Copepoden-Arten, von Fuchs (1913) an *Cyclops viridis* und von Pedaschenko (1899) und Mc Clendon (1906) an parasitische Copepoden zu erwähnen. Die freilebenden Copepoden unterscheiden sich von den Cirripedien durch dotterarme Eier mit äqualer Furchung, was die Verfolgung des Schicksals der einzelnen Zellen

ungemein erschwert. Hieraus lassen sich vielleicht die ziemlich verschiedenen Resultate, zu denen die Untersucher gelangten, erklären. Bei den parasitischen Copepoden dagegen ist der Dotterreichtum oft (aber nicht immer, wie z. B. aus SCHIMKEWITSCH' (1896) Angaben über *Chondracanthus gibbosus* hervorgeht) noch beträchtlich grösser und die Furchung infolgedessen noch beträchtlich mehr inäqual als bei Cirripedien. In keiner dieser Arbeiten wurde die Eifurchung so genau verfolgt, wie es jetzt für *Lepas* und *Balanus* geschehen ist, dennoch enthalten sie manche für einen Vergleich mit den letzteren wertvolle Angaben und deuten auf eine grosse Übereinstimmung mit den Cirripedien hin.

Von den Arbeiten über Cladoceren sind hier diejenige GROBBENS (1908) an *Moina* und KÜHN's (1913) an *Polyphemus* zu erwähnen, welche wir in den allgemeinen Kapiteln zum Vergleich heranziehen wollen.

Dotterarmut und äquale Furchung finden wir auch bei dem Malacostraken *Lucifer* (BROOKS, 1882) und den Euphausiden, für welche letzteren TAUBE (1909) eine ziemlich vollständige Schilderung der Eifurchung bis zur Gastrulation gibt. In 1915 setzt er diese Schilderung an weiter vorgeschrittenen Stadien fort, ohne jedoch zu einer völlig zuverlässigen Bestimmung des Ursprungs der Keimblätter zu gelangen. Doch hat sich schon gezeigt, dass auch die Euphausiden in ihren frühesten Entwicklungsvorgängen eine unverkennbare Übereinstimmung mit den Cirripedien aufweisen. Weiter vergleiche man über diese Arbeiten die Kapiteln VI und VII.

III. Das ungefurchte Ei.

Bei den jüngsten Eiern, welche sich unter meinem Material befanden, wurde eben das 2. Richtungskörperchen ausgestossen. Wie von früheren Untersuchern, wie WEISMANN und ISCHIKAWA (1888), GROOM (1895), SOLGER (1890) und BIGELOW (1902) beobachtet wurde, erfolgt die Ausstossung des 1. Richtungskörperchens bevor die Eimembran sich gebildet hat, entweder im Ovidukt oder gleich nach dem Verlassen desselben. Es fanden sich unter

meinem Material zwar auch noch einige Fälle, wo die Eier noch im Ovarium waren, und es liess sich hier beobachten, dass sie dann noch isodiametrisch sind, dass eine Trennung von Proto- und Deutoplasma noch nicht stattgefunden hat und dass der Kern noch ungefähr im Zentrum liegt, aber es war dabei kein Fall, wo eben das 1. Richtungskörperchen ausgestossen wurde. Die Befruchtung des Eies muss stattfinden zwischen der Bildung des 1. und derjenigen des 2. Richtungskörperchens, denn vor der Bildung des letzteren wird die Eimembran von der Oberfläche des Eies abgeschieden. Das 1. Polkörperchen liegt nach den Angaben der obengenannten Autoren denn auch ausserhalb der Eimembran und geht infolgedessen wohl leicht verloren. Ich habe es wenigstens nirgends beobachtet.

Wenn das 2. Polkörperchen abgeschnürt wird, hat das Ei schon eine längliche Gestalt angenommen, obgleich von einer Sonderung von Proto- und Deutoplasma noch wenig zu bemerken ist. Obgleich ich viele Präparate davon besitze, gebe ich hiervon keine Abbildung, weil der Vorgang sich in nichts unterscheidet von der Abschnürung von Polkörperchen, wie sie schon für so viele Eier beschrieben worden ist. Wie die Fig. 1 und 2 zeigen, findet die Abschnürung an einem der spitzen Enden des Eies statt und ist das Polkörperchen sehr klein im Vergleich zum grossen Eie. In Eiern, welche eben im Begriffe waren das 2. Polkörperchen abzuschnüren, ist es mir, auch an Schnittenserien, ebensowenig wie meinen Vorgängern Groom und Bigelow, gelungen den ♂ Vorkern aufzufinden. Die Zahl der Chromosomen im eben gebildeten Polkörperchen und im ♀ Vorkern beträgt 16, während in den Spindeln der somatischen Teilungen sich später immer 32 Chromosomen finden. Weismann und Ischikawa ('88) beobachten in der Äquatorialplatte der 1. Richtungsspindel „vier Doppel-Chromatinelemente von Körnerform", Groom ('94) schreibt über das 1. Polkörperchen: „the number of chromatic elements varies; it appears to be commonly four or five, but, in some cases was, as far as I could make out, as many as ten or twelve.

Auch bei einem Copepoden, *Cetochilus septentrionalis*, wurde

von Grobben (1881) beobachtet, dass das 1. Richtungskörperchen vor, das 2. nach der Bildung der Dotterhaut ausgestossen wird.

Auf der Oberfläche der Eimembran fanden sich oft noch mehrere fadenförmige Spermatozoen festgeheftet. Sie sind so dünn und winzig, dass es nicht Wunder nehmen kann, dass sie, einmal in das Ei gedrungen, von keinem Beobachter bis jetzt zurückgefunden wurden.

Gleich darauf findet eine Sonderung von Proto- und Deutoplasma statt, indem das erstere sich auf der Seite, wo sich das Polkörperchen findet, dass letztere auf der entgegensetzten Seite des Eies sammelt. In einem etwas späteren Stadium finden wir diese Sonderung vollzogen und im protoplasmatischen Bezirk liegen die beiden Vorkerne, der ♂ und der ♀, einander gegenüber, und zwar immer so, dass die Verbindungslinie ihrer Mittelpunkte mit der Längsachse des Eies zusammenfällt (Fig. 1 und 2). Immer sind sie in dieser selben Richtung abgeplattet, was so weit gehen kann, dass sie geradezu scheibenförmig werden. Die chromatischen Elemente liegen nicht gleichmässig durch den ganzen Kern zerstreut, sondern sind an einer Stelle angehäuft. Oft, besonders in den jüngsten Stadien, bilden sie hier ein geschlossenes Ringelchen, wie in Fig. 2. Daneben können sich dann bisweilen noch ein bis mehrere Chromatinkörner, offenbar Chromosomen entsprechend, gleichsam verirrt an anderen Stellen im Kerne finden. Übrigens weisen die Kerne aber eine protoplasmatische Wabenstruktur auf, ohne Chromatin. Gewöhnlich ist der obere Kern, der ♀, ein wenig grösser als der untere, der ♂. Sie liegen beide im protoplasmatischen Bezirk des Eies, aber nahe der Grenze des letzteren gegen den Dotter. Diese Grenze ist eine ziemlich scharfe und macht sich am Umriss des Eies oft durch eine seichte Einbuchtung (vergl. Fig. 2) bemerkbar. Natürlich wird die protoplasmatische Hälfte des Eies viel dunkler gefärbt als die dotterhaltige.

Ich habe unter meinem Material nach etwas jüngeren Eiern gesucht um über die Herkunft und die Entstehung der beiden Vorkerne mehr zu erfahren. Solche Stadien habe ich leider nur sehr selten gefunden. Sie haben mich indessen das folgende

gelehrt. Nachdem das 2. Richtungskörperchen gebildet ist, wandert das Chromatinklümpchen, welches den ♀ Vorkern liefern wird, von der Oberfläche des Eies nach innen. Ein ähnliches Chromatinklümpchen wird nun in der Mitte der Grenze zwischen Protoplasma und Dotter sichtbar, so dass man den Eindruck bekommt, dass der ♂ Vorkern aus dem Dotter kommt und das Spermatozoon, welches sich, wie erwähnt, in vorigen Stadien nicht auffinden lies, an der entgegengesetzten, vegetativen Seite des Eies eingedrungen ist. Auch GROBBEN giebt (1881) für den Copepoden *Cetochilus* an, dass er den Spermakern „soviel ich in Erinnerung habe, stets am vegetativen Pole, nahe der Oberfläche zuerst auftreten sah. Auch BIGELOW's (1902) Beobachtungen weisen in dieselbe Richtung. Einige weiteren Beispiele geben KORSCHELT und HEIDER in ihrem Lehrbuch S. 629—630.

Was nun die Entwicklung der beiden erwähnten Chromatinklümpchen, welche sich einander nähern, zu den beiden Vorkernen betrifft, so geschieht dies nicht etwa durch anschwellen der letzteren, wonach sich erwarten liesse, dass die Kerne allmählich immer grösser würden, sondern dadurch, dass um die beiden Klümpchen sich eine Zone des Protoplasmas entwickelt, welche eine wabige Struktur zeigt und sich ganz allmählich immer schärfer gegen das umliegende Plasma, das eine mehr homogene Beschaffenheit aufweist, abgrenzt. Diese Grenze wird dann zum Umriss des Kernes. Die Kerne werden also nicht allmählich immer grösser, sondern ihr Umriss, der indessen vom Anfang an schon seine definitive Grösse hat, wird allmählich immer deutlicher, indem die wabige Struktur des Plasmas innerhalb desselben immer mehr ausgeprägt wird. In diesem wabigen Plasma liegen die Chromosomen als Chromatinkörner zu einem Klümpchen gehäuft, das, wie erwähnt, in jüngeren Stadien oft die Gestalt eines Ringelchens annimmt (Fig. 2). Diese Beobachtung stimmt also nicht ganz zu den Angaben früherer Untersucher, nach welchen der Kopf des Spermatozoons gleichsam aufquillt, sich vacuolisiert und so direct sich in den väterlichen Vorkern umwandelt. Ich bekomme vielmehr den Eindruck, dass die beiden Vorkerne einfach Plasma-

bezirke darstellen, welche sich vacuolisieren und, vom Anfang an in ihrer definitiven Grösse, sich immer schärfer gegen das umliegende Eiplasma abgrenzen, und worin sich die Chromatinklümpchen befinden, deren Substanz, das Chromatin, sich später über die Maschen und Plasmalamellen des Kernes verteilen wird. Dies stimmt auch zu dem, was sich bei der Kernteilung beobachten lässt, besonders gut z. B. beim Auflösen des Keimbläschens zur 1. Reduktionsteilung, wie ich es zwar nicht bei *Balanus*, aber doch bei anderen Formen, z. B. *Littorina*, habe beobachten können. Hier löst sich einfach das Kernbläschen und das Kerngerüst wieder auf, indem die Strahlung des Plasmas um die Centrosomen sich einfach durch das Keimbläschen fortsetzt, und nur die chromatische Substanz bleibt übrig. Bekommt man aus alledem nicht den Eindruck, dass der ruhende Kern, wie er sich zwischen zwei Teilungen beobachten lässt, einfach ein scharf umgrenztes, stark vacuolisiertes Protoplasmabezirk darstellt, eine Vorrichtung zur Ernährung und Vermehrung des Chromatins, welches sich denn auch über die Maschen und Plasmalamellen zwischen den Vacuolen möglichst fein zerteilt?

Die Längs- und Querdurchmesser des eben abgelegten Eies werden schon von Hoek (1876) angegeben. Sie betragen resp. 0,29 bis 0,31 mm und 0.16 bis 0.19 mm. Vergleichen wir diese Werte mit den von Groom ('94) zusammengestellten Durchmessern anderer Cirripedieneier, so erweist sich das Ei von *Balanus balanoides* als weitaus das grösste. Bei anderen Balaniden und Lepadiden schwankt der mittlere Längendurchmesser von 11.5 (*Balanus improvisus*, nach Münter und Buchholz, '69) bis 0,18 (*Balanus perforatus*), der Querdurchmesser von 0,9 (*Balanus improvisus*, *Chthalamus stellatus*, *Lepas fascicularis*) bis 0,12 (*Conchoderma virgata*). Das Verhältnis von Längen- und Querdurchmesser ist indessen, namentlich auch in den aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien, wenig konstant. Die grossen Ausmasse machen das Ei von *Balanus balanoides* zu einem günstigen Objekt, im Allgemeinen sind die Blastomeren und Kerne der Cirripedien-Eier z. B. den Würmern und Mollusken gegenüber als sehr gross zu

bezeichnen. Dabei werden sie in Nelkenöl besonders schön durchsichtig. Der Dotter ist farblos und nicht so schön blau wie in verschiedenen *Lepas*-Arten, wo die Farbe in älteren Embryonen rötlich wird und schliesslich verschwindet.

Eine vollkommen durchsichtige Dotterhaut umhüllt das Ei in einiger Entfernung von der Oberfläche.

IV. Nomenklatur.

Es ist leider nicht möglich, bei den verschiedenen Furchungstypen immer dieselbe Nomenklatur anzuwenden. Für jeden Typus muss ein besonderes System entworfen werden, woran die Untersucher sich dann weiter möglichst genau zu halten haben, um gegenseitige Vergleichung möglich zu machen. So erschien es in diesem Fall erwünscht, bei der grossen Übereinstimmung, welche die Furchung von *Balanus* bis ins Einzelne mit *Lepas* aufweist, die von Bigelow für letztere Form eingeführte Nomenklatur auch auf *Balanus* zu übertragen, so dass entsprechende Zellen in beiden Fällen in derselben Weise angedeutet werden. Auf einige kleine Abweichungen, welche ich mir erlaubt habe anzuwenden, werde ich unten aufmerksam machen.

Da die Crustaceen ganz allgemein von den Anneliden abgeleitet werden, liesse sich einigermassen erwarten, dass dies mit der Furchung ebenfalls möglich wäre, und es würde dann auf der Hand liegen, bei den Cirripedien, ebenso wie wir das bei Würmern, Mollusken u. s. w. tun, die vier Quadranten mit den Buchstaben *a*, *b*, *c* und *d* zu bezeichnen. Nun sind bei den Anneliden und Mollusken, wie Bigelow bemerkt, die Zellen des Vierzellenstadiums insofern gleichwertig, dass sie alle sowohl Ekto- als Entoblast enthalten. In meiner *Scoloplos*-Arbeit habe ich gezeigt, dass wenigstens bei dieser Form dasselbe auch für das Mesoderm gilt. Bei *Lepas* und *Balanus* ist dies ganz anders, die vier Zellen sind viel weniger gleichwertig, indem eine einzige alles Entoderm enthält. Auch von der Abschnürung von Zellquartetten zur Bildung des Ektoderms kann hier nicht gut geredet

werden, obgleich MARK und CASTLE in einer Nachschrift zu BIGELOW's Arbeit erklären, dass sie, im Gegensatz zu BIGELOW, in der Furchung bei *Lepas* eine abgeänderte „Quartett"-Furchung erblicken. Obgleich BIGELOW dieser Auffassung nicht beistimmt, bedient er sich dennoch eines „Quartett-Systems", „for the reason that it is convenient and familiar", und zwar des von KOFOID (1894) vorgeschlagenen Systems, welches von CASTLE (1896) auf die bilaterale Furchung der Tunicaten angewendet wurde. Auch die Furchung der Cirripedien ist ja bilateral-symmetrisch.

Die vier ersten Zellen werden folglich mit den Buchstaben a, b, c und d belegt, wobei d die Dotterzelle ist. Ein Exponent giebt die Rangnummer der Generation an, wobei das ungefurchte Ei die erste Generation darstellt. Die Zellen des Vierzellenstadiums gehören somit zur 3. Generation und werden als a^3, b^3, c^3 und d^3 bezeichnet. Bei der nächsten Teilung zerfällt a^3 in $a^{4.1}$ und $a^{4.2}$, diese wieder in $a^{5.1}$, $a^{5.2}$, $a^{5.3}$ und $a^{5.4}$ u. s. w. Eine Zelle mit den Exponenten m und n, z. B. $a^{m.n}$, zerfällt in $a^{m+1.2n-1}$ und $a^{m+1.2n}$. Umgekehrt lässt sich die Mutterzelle einer gegebenen Zelle $a^{m.n}$ in der folgenden Weise bestimmen. Der erste Exponent ist natürlich $m-1$. Ist n gerade, so ist der 2. Exponent der Mutterzelle $\frac{n}{2}$, ist n ungerade, dann wird er $\frac{n+1}{2}$.

Nun fragt sich bloss noch, welche von den Tochterzellen als 2. Exponenten $2n$, welche $2n-1$ bekommen wird. Hierfür giebt BIGELOW, zum Teil im Anschluss an KOFOID und CASTLE, verschiedene Regeln, welche nicht so ganz einfach sind. Bei äquatorialer Teilung werden die ungeraden Nummern den nach dem vegetativen Pol gekehrten Tochterzellen, die geraden Nummern den nach dem animalen Pole gekehrten Tochterzellen gegeben. So werden mehrere Regeln angegeben, welche ich hier nicht alle wiederholen will. Im allgemeinen habe ich entsprechende Zellen in derselben Weise wie BIGELOW bezeichnet.

Auf einige kleine Abweichungen muss ich jedoch aufmerksam machen. Die a-, b- und c-Quadranten teilen sich in ziemlich übereinstimmender Weise, so dass die Nachkommen von a^3, b^3 und c^3

in einem weiter vorgeschrittenen Furchungsstadium drei gleichförmige Gruppen am Vorderrande des Blastoporus bilden. Es schien mir nun wünschenswert, diese Gleichförmigkeit auch darin zum Ausdruck kommen zu lassen, dass entsprechende Zellen in entsprechender Weise bezeichnet werden. Dies ist jedoch bei BIGELOW's System nicht der Fall. So begrenzen die drei Zellen $a^{5.2}$, $b^{5.2}$ und $c^{5.2}$ den Vorderrand des Blastoporus. Sie teilen sich alle drei so, dass die Spindeln vom Blastoporus ausstrahlen. Die eine Tochterzelle einer jeden liegt wieder am Rande des Blastoporus, die andere nicht. Es schien mir nun wünschlich die ersteren drei mit $a^{6.3}$—$c^{6.3}$ zu bezeichnen, die letzteren drei mit $a^{6.4}$—$c^{6.4}$. Nach BIGELOW begrenzen den Blastoporus $a^{6.3}$, $c^{6.3}$ und $b^{6.4}$ und liegen dahinter $a^{6.4}$, $c^{6.4}$ und $b^{6.3}$. Um so mehr ist die von mir angebrachte Änderung erwünscht, weil wir sehen werden, dass von jeder der *a*-, *b*- und *c*-Zellengruppen eine entsprechende Zelle zu Mesodermzelle wird, resp. $a^{7.5}$, $b^{7.5}$ und $c^{7.5}$ nach meiner Nomenklatur. Nach BIGELOW's Nomenklatur würden auch diese verschieden zu benennen sein, was bei der Betrachtung des Zellenstammbaumes nur Verwirrung mit sich bringen würde.

V. Eifurchung und Keimblattbildung.

1. Teilung. Die erste Teilungsspindel hat, wie die Figur 3 zeigt, und wie sich bei der geschilderten Dotterverteilung erwarten liess, eine exzentrische Lage und ist dem animalen Pole, der vom Polkörperchen angedeutet wird, genähert. Die Trennung von Proto- und Deutoplasma ist in diesem Stadium so stark ausgeprägt, dass an der Oberfläche des Eies eine Einschnürung auf der Grenze beider auftritt, wie sich dies z. B. besonders deutlich beim Teleosteerei beobachten lässt. Bei einem Vergleich mit der entsprechenden Figur von *Lepas*, wie sie BIGELOW giebt, springt sofort ins Auge, wie viel dotterreicher das *Balanus*-Ei ist. Bei *Lepas* liegt die Spindel kaum exzentrisch und die erste Teilung ist viel weniger inäqual als dies bei *Balanus* der Fall ist.

Die Fig. 4 zeigt, dass bei der jetzt folgenden Teilung die ganze

Dottermasse der einen der beiden Töchterzellen zufällt, welche fölglich vielmals grösser ist als die andere, die protoplasmatische. In der „Dotterzelle", wie wir sie, auch beim weiteren Furchungsverlauf, der Kürze halber nennen können, bleibt die Grenze zwischen Proto- und Deutoplasma sehr deutlich, das erstere färbt sich viel dunkler als das letztere und stimmt darin mit der protoplasmatischen Zelle überein. Man bekommt dadurch den Eindruck, dass das Ei in diesem Stadium aus zwei protoplasmatischen Zellen besteht mit einem sich kaum färbenden Dotteranhang an einer von ihnen. Hierzu stimmt auch, dass im optischen Durchschnitt, wie ihn Fig. 38 zeigt, oft, aber nicht immer so deutlich wie hier, eine Knickung in der Grenzlinie beider Zellen sich beobachten lässt, und zwar an derjenigen Stelle, wo in der Dotterzelle die Grenze von Protoplasma und Dotter liegt. Dies weist offenbar auf einen Unterschied in der Oberflächenspannung zwischen dem proto- und deutoplasmatischen Teil der Dotterzelle hin, wodurch letztere sich hier einigermassen wie zwei Zellen benimmt. Die erste Teilungsfurche verläuft durch den animalen Pol, wie hieraus hervorgeht, dass das Polkörperchen auf der Grenze der beiden Tochterzellen liegt und zwar auf der Seite, wo sich der protoplasmatische Teil und der Kern der Dotterzelle findet (Fig. 4 und 38). Hierin weicht das *Balanus*-Ei also nicht von der allgemeinen Regel ab. Während im ungefurchten Ei das Richtungskörperchen terminal liegt, am Ende der Längsachse des Eies, liegt es im Zweizellenstadium mehr seitlich. Es hat also eine gewisse Rotation des Eies stattgefunden, welche von Bigelow auch bei *Lepas* beobachtet und ausführlich geschildert wurde. Die erste Teilung ist hier bei weitem nicht so stark inäqual wie bei *Balanus*, was auch stimmt zu dem soviel grösseren Durchmesser des Eies von *Balanus*. Die zwei Zellen müssen als ab^2 und cd^2 bezeichnet werden, wobei ab^2 die kleinere, cd^2 die grössere ist.

In Fig. 4 fällt auf, dass der Kern der Dotterzelle aussieht, als handle es sich um zwei Kerne, eine Erscheinung, welche sich in diesem Stadium nicht nur in der Dotterzelle, sondern auch in

der protoplasmatischen Zelle so allgemein beobachten lässt, dass man sie als Regel bezeichnen kann. Es scheinen wirklich zwei Kerne anwesend zu sein, welche dicht nebeneinander liegen, ebenso wie im ungefurchten Ei. HAECKER (1896) und RÜCKERT (1895), welche die nämliche Erscheinung bei Teilungsstadien von *Cyclops* ganz allgemein beobachteten, erblicken darin ein Getrenntbleiben von väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheilen, eine Annahme, welche mir ganz plausibel erscheint. In späteren Stadien, bei *Balanus* offenbar eher als bei *Cyclops*, verschwinden die Doppelkerne und treten Einzelkerne auf.

2. Teilung. Bei der zweiten Teilung wird die protoplasmatische Zelle, ab^2, in zwei gleich grosse Tochterzellen zerlegt, während die Dotterzelle, cd^2, sich inäqual teilt und abermals eine protoplasmatische Zelle, c^3, abschnürt, wobei also der Zelle d^3 der ganze Dottervorrat zufällt. Das Ei besteht folglich jetzt aus drei kleineren protoplasmatischen und einer beträchtlich grösseren dotterhaltigen Zelle. Die Richtung der beiden erwähnten Teilungen ist nicht parallel, sondern bildet einen beträchtlichen Winkel, so dass die eine Teilungsebene sogar fast senkrecht zur anderen steht, wie aus Fig. 5 ersichtlich. Die Teilung der protoplasmatischen Zelle, ab^2, ist ein klein wenig vor derjenigen der Dotterzelle beendet, der Unterschied ist aber sehr geringfügig. Das Polkörperchen liegt gewöhnlich an der Stelle, wo die drei protoplasmatischen Zellen einander berühren (Fig. 5 und 7). Das Vierzellenstadium hat nach dem Vorhergehenden eine gewisse Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Stadium bei Anneliden und Lamellibranchiern, indem auch hier eine der vier Zellen grösser ist als die drei anderen. Die vier Zellen liegen bei *Balanus* aber noch viel weniger in einer Ebene als dies bei den erwähnten Tiergruppen der Fall ist, wo die beiden Spindeln der zweiten Teilung auch schon einen kleinen Winkel mit einander bilden. Bei *Balanus* wird dieser Winkel fast 90°, was zur Folge hat, dass nur noch drei von den vier Zellen am animalen Pol, dessen Lage durch das Polkörperchen angegeben wird, zusammenstossen. Wollen wir also mit MARK und CASTLE (BIGELOW, 1902) die früheren Furchungs-

vorgänge bei den Balaniden von denjenigen der Anneliden ableiten, oder wenigstens, dem jetzigen Stande unserer phylogenetischen Anschauungen vielleicht mehr entsprechend, beide auf einen gemeinsamen Grundtypus zurückführen, so müssen wir annehmen, dass den Anneliden gegenüber eine kleine Verschiebung des animalen Poles nach vorn stattgefunden hat (denn die grosse Zelle D deutet immer das hintere Ende des künftigen Embryos an). Zu gleicher Zeit hat dann eine entsprechende Verschiebung des vegetativen Poles nach hinten stattgefunden, denn während bei den Anneliden Entoderm aus allen vier Zellen des Vierzellenstadiums hervorgeht, wird es bei *Balanus* (und *Lepas*) ausschliesslich von der Zelle d^3 geliefert. Bei *Lepas* ist nach Bigelow der Grössenunterschied zwischen der Dotterzelle d^3 und den protoplasmatischen Zellen a^3—c^3 viel weniger auffallend als bei *Balanus*, und bei freilebenden Copepoden sind alle vier Zellen gleich gross.

Offenbar ist das letztere Verhalten als das primitivere zu betrachten und weil auch bei den primitiveren Anneliden mit dotterarmen Eiern die vier Zellen in diesem Stadium gleich gross sind, so haben wir hierin offenbar den gemeinsamen Ausgangspunkt für Anneliden und Crustaceen zu erblicken. Hiernach wäre folglich das Grösser werden der Zelle *d* in beiden Gruppen unabhängig von einander aufgetreten, sei es vielleicht auch als Folge gleicher innerer Prädisposition.

Die weitere Verfolgung der Teilungen zeigt, dass diese in den drei protoplasmatischen Zellen ungefähr nach demselben Schema verlaufen, während die Dotterzelle sich in etwas abweichender Weise teilt. Die weitere Furchung hat hierdurch einen bilateralsymmetrischen Charakter und bei den drei protoplasmatischen Zellen lassen sich eine mediane und zwei seitliche unterscheiden. Obgleich nun im Stadium der Fig. 6 die Zelle c^3 sich nach Herkunft und Lage den Schwesterzellen a^3 und b^3 gegenüberstellen lässt, wird dennoch die weitere Entwicklung zeigen, dass in Bezug auf die künftige Symmetrieebene b^3 als die mittlere, und a^3 und c^3 als die seitlichen Zellen zu betrachten sind.

3. Teilung. — Die 3. Teilung sehen wir in der Fig. 7 im

Gange. Sie findet nicht in allen vier Zellen vollkommen gleichzeitig statt, immer bleibt die Dotterzelle und eine der drei protoplasmatischen Zellen ein wenig zurück. Dies zeigt auch die Fig. 8, wo zwei protoplasmatische Zellen sich schon geteilt haben, während die dritte und die Dotterzelle noch Spindeln aufweisen. Es ist eine der seitlichen protoplasmatischen Zellen, welche den beiden anderen gegenüber etwas zurückbleibt und die Annahme liegt vor der Hand, dass es die von der Dotterzelle zuletzt abgeschnürte Zelle c^3 ist, während die Schwesterzellen a^3 und b^3, welche ja auch früher gebildet werden (Fig. 5), sich gleichzeitig teilen. Die bilaterale Symmetrie fängt in Fig. 7 schon an deutlich zu werden, a^3 und c^3 sind die seitlichen, b^3 und d^3 die medianen Zellen. Das Zurückbleiben der Zelle c^3 bei der Teilung stört also einigermassen die bilaterale Symmetrie. Betrachtet man das Ei von der Seite des animalen Poles, wo sich noch immer das Polkörperchen findet, so fällt es auf, dass die Spindel der Dotterzelle nicht mehr, wie der Kern in Fig. 6, in der Nähe der drei protoplasmatischen Zellen liegt, sondern nach dem entgegengesetzten Ende der Dotterzelle gewandert ist, und zweitens, dass die Spindel nicht median liegt, sondern auf der einen Seite. Hierin liegt also eine zweite Störung der bilateralen Symmetrie. Die Untersuchung einer grösseren Zahl von Eiern zeigte, dass die Spindel der Dotterzelle sich immer auf der entgegengesetzten Seite findet als die Zelle c^3. Es zeigt sich nämlich überdies, dass die Zelle c^3, welche sich also dadurch erkennen lässt, dass sie bei der Teilung den beiden anderen protoplasmatischen Zellen gegenüber ein wenig zurück bleibt und dadurch dass die Spindel der Dotterzelle sich immer auf der entgegengesetzten Seite befindet, nicht immer auf derselben Seite angetroffen wird, sondern, bei Betrachtung des Eies von der Seite des Polkörperchens, also von der animalen Seite, das eine Mal links, das andere Mal rechts. Letzteres findet man z. B. in Fig. 7 und 8 und schien mir überhaupt häufiger zu sein als der entgegengesetzte Fall, wo die Zelle c^3 links und die Spindel der Dotterzelle folglich rechts liegt. Auch bei den weiteren Entwicklungsstadien liessen sich immer zwei Typen unterscheiden,

welche sich zu einander verhalten wie normale und in inversem Sinne sich furchende Gastropodeneier, d. h. sie sind Spiegelbilder von einander. Zählungen ergaben indessen immer wieder, dass der eine Typus weit häufiger ist als der andere, oft war das Verhältnis ungefähr 2 : 1.

Die Richtung der Teilungen bei der 3. Furchung ist in allen vier Zellen zwar nicht genau aber doch annähernd gleich. In den drei protoplasmatischen Zellen ist die Teilung äqual, während die Dotterzelle wieder eine protoplasmatische Zelle, die dritte, abschnürt. Im achtzelligen Stadium (Fig. 9), wo das Ei aus sieben protoplasmatischen und einer Dotterzelle besteht, ist noch immer eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Ei der Anneliden oder Lamellibranchier festzustellen. Man könnte die Zellen $a^{4.2}$—$d^{4.2}$ dem ersten Mikromerenquartett der letzteren vergleichen, wobei eine der Mikromeren, $d^{4.2}$, ein wenig nach hinten, vom animalen Pole abgedrängt worden wäre, indem sich zwischen $a^{4.2}$ und $c^{4.2}$ eine besonders lange Brechungsfurche gebildet hat. Während jedoch bei Würmern und Mollusken die Zellen dieses ersten Quartetts im Allgemeinen rein ectodermal sind, wird bei *Balanus*, wie sich zeigen wird, von der Zelle $d^{4.2}$ auch Mesoderm geliefert (vergl. den Zellenstammbaum). Und während die vier übrigen Zellen bei Würmern und Mollusken alle an der Entodermbildung beteiligt sind, enthält bei *Balanus* $d^{4.1}$ alles Entoderm. Das Schicksal der Zellen ist also ein ganz anderes, obgleich das Verhalten bei *Balanus* sich auf dasjenige der Anneliden ziemlich gut zurückführen lässt, durch die schon oben bemerkte kleine Verschiebung des animalen Poles nach vorn und des vegetativen nach hinten, eine kleine Lageveränderung der Eiachse also. Die weitere Furchung weicht jedoch immer mehr von derjenigen bei Würmern und Mollusken ab, von der Bildung eines 2. und 3. Mikromerenquartetts lässt sich hier nicht reden.

Durch die Abrundung der Zellen bei der Teilung entsteht in diesen frühen Stadien bisweilen ein kleines Blastocöl, wie es auch in Fig. 8, wo der optische Medianschnitt mit gestrichelter Linie eingezeichnet wurde, sichtbar ist. Es ist jedoch bloss von vorübergehender Natur und verschwindet bald wieder.

4. Teilung. — Bei der 4. Teilung bleibt wieder die Dotterzelle $d^{4.1}$ nebst der von dieser zuletzt abgeschnürten $d^{4.2}$ ein wenig zurück (Fig. 10, 11). In den sechs übrigen protoplasmatischen Zellen findet sie ungefähr gleichzeitig statt, aber auch hier unterscheiden sich die beiden Nachkommen von c^3, $c^{4.1}$ und $c^{4.2}$, wieder durch eine kleine Verzögerung der Teilung. So befanden sich im Ei der Fig. 10 die Zellen $a^{4.1}$, $a^{4.2}$, $b^{4.1}$ und $b^{4.2}$ alle schon in der Anaphase der Teilung, während in $c^{4.1}$ und $c^{4.2}$ die Äquatorialplatte noch ungeteilt war. Nur ein Teil dieser Zellen ist in Fig. 10 natürlich sichtbar. Über die Richtung der Teilungen lässt sich sagen, dass im Allgemeinen von je zwei Tochterzellen der vorigen Teilung, die eine sich senkrecht zur anderen teilt, so dass die vier Tochterzellen zusammen ein T bilden. Am deutlichsten finden wir dieses Verhalten bei den Nachkommen der medianen Zelle b^3: während $b^{5.3}$ und $b^{5.4}$ neben einander liegen, liegen $b^{5.1}$ und $b^{5.2}$ hinter einander. Weniger deutlich ist die Sache bei den Nachkommen der beiden seitlichen Zellen a^3 und c^3. Die Spindeln in $a^{4.1}$ und $a^{4.2}$ bilden tatsächlich keinen Winkel von 90° mit einander, obgleich sie auch nicht parallel sind. Weil jedoch in ihren weiteren Teilungen die Nachkommen von a^3 und c^3 grosse Übereinstimmung mit b^3 aufweisen, scheint es mir wohl wahrscheinlich, dass auch hier im Grunde Übereinstimmung vorliegt, obgleich eine Abweichung vielleicht durch die Lage der umliegenden Zellen bedingt wird. Auch von den Zellen $d^{4.1}$ und $d^{4.2}$ teilt sich die eine senkrecht zur anderen. Beim Übergang vom achtzelligen zum sechszehnzelligen Stadium teilen sich folglich die vier Zellen, welche dem animalen Pole am nächsten liegen, meridional, die anderen vier äquatorial. Hierin stimmt also die Furchung mit derjenigen der Echiniden und des *Balanoglossus* (Delsman, Stiasny, 1914) überein. Während in den protoplasmatischen Zellen alle Teilungen äqual sind, wird von der Dotterzelle $d^{4.1}$ abermals eine protoplasmatische Zelle, die vierte, abgeschnürt. Wie aus Fig. 11 hervorgeht, liegt die Teilungsspindel in der Dotterzelle wieder nicht median, sondern auf der den c-Zellen gegenüberliegenden Seite. Dennoch kommt die von ihr abgeschnürte

Zelle $d^{5.2}$ ungefähr median unter $d^{5.1}$ und $d^{5.5}$ zu liegen. Es wird sich zeigen, dass $d^{5.2}$ ganz in der Mesodermbildung aufgeht.

Über die Grösse der von der Dotterzelle nach einander abgeschnürten protoplasmatischen Zellen: ab^2, c^3, $d^{4.2}$, $d^{5.2}$ lässt sich sagen, dass sie immer geringer wird, und dass jede folgende nur ungefähr halb so gross ist wie die vorhergehende. Weil die vorhergehende sich zu gleicher Zeit äqual teilt, folgt hieraus, wie die Beobachtung auch lehrt, dass sämtliche protoplasmatische Zellen in einem Ruhestadium gleich gross sind.

Besonders deutlich ist ein Blastocöl im Ei der Fig. 10 vorhanden, wie aus dem mit gestrichelter Linie angegebenen optischen Durchschnitt hervorgeht. Bald jedoch breitet sich die Kappe, welche die protoplasmatischen Zellen auf der Dotterzelle bilden, über letztere immer mehr aus, und das Blastocöl verschwindet. In Fig. 11 lässt sich noch ein kleiner Rest desselben beobachten; in ihm befand sich hier das Polkörperchen. Gewöhnlich jedoch liegt das Polkörperchen auf der Oberfläche und deutet durch seine Lage den animalen Pol an. Bei freilebenden Copepoden mit äqualer Furchung führt diese zu einer Cöloblastula mit gut entwickeltem Blastocöl. In ihm fand Grobben (1881) bei *Cetochilus septentrionalis* ebenfalls das Richtungskörperchen. Bei *Balanus* bleibt es jedoch gewöhnlich auf der Oberfläche des Eies.

5. Teilung. — Bei der 5. Teilung lassen sich wieder dieselben Erscheinungen feststellen, denen wir auch bei den vorigen Teilungen begegneten. Wieder teilt sich die Dotterzelle nebst der von ihr zuletzt abgeschnürten protoplasmatischen Zelle zuletzt, und von den übrigen protoplasmatischen Zellen bleiben wieder diejenigen am meisten zurück, welche von der Dotterzelle am spätesten abgeschnürt worden sind. So sehen wir wieder die *a*- und *b*-Zellen, die Nachkommen der von der Dotterzelle bei der ersten Teilung abgeschnürten protoplasmatischen Zelle, sich zuerst teilen. Ein klein wenig später folgen die *c*-Zellen, die Nachkommen der bei der zweiten Teilung abgeschnürten protoplasmatischen Zelle c^3. Dieses Stadium finden wir in Fig. 13 abgebildet. Wieder ein wenig später folgen $d^{5.3}$ und $d^{5.4}$, die Nachkommen der bei der

dritten Teilung abgeschnürten protoplasmatischen Zelle $d^{4.2}$. Zuletzt schliesslich kommt die zuletzt abgeschnürte $d^{5.2}$ und dann erst folgt die Dotterzelle $d^{5.1}$, wie Fig. 14 zeigt. Dass die Dotterzelle sich am spätesten teilt, lässt sich ohne weiteres aus ihrem Dottergehalt erklären. Auf die Frage, warum von den protoplasmatischen Zellen die zuletzt von der Dotterzelle abgeschnürten sich auch am spätesten teilen, scheint mir die einfachste und wahrscheinlichste Antwort wie folgt zu lauten: weil sie auch etwas später entstanden sind. Die Teilung, bei der sie entstanden sind, war eine Teilung der Dotterzelle und folglich den anderen gegenüber etwas verspätet. Dadurch wird auch die nächste Teilung der Tochterzellen derselben, sowohl der protoplasmatischen wie der Dotterzelle, verspätet, letztere natürlich doppelt, weil es sich wieder um eine Teilung der Dotterzelle handelt. Andere mögliche Ursachen der verspäteten Teilung der zuletzt abgeschnürten protoplasmatischen Zellen wären z. B. ein höherer Dottergehalt oder geringere Grösse als die früher abgeschnürten resp. deren Nachkommen. Letzteres ist jedoch jedenfalls ausgeschlossen, denn wie schon oben bemerkt wurde, sämtliche protoplasmatische Zellen sind in jedem Ruhestadium ungefähr gleich gross. Über den Dottergehalt lässt sich weniger bestimmt urteilen; weil Grösse, Plasmastruktur, und Färbung des Plasma bei der von mir angewandten Methode bei den protoplasmatischen Zellen jedoch gleich sind, weist nichts auf Unterschiede im Dottergehalt, während in diesen Hinsichten z. B. die Dotterzelle sich weitgehend von den übrigen Zellen unterscheidet.

Bei der 5. Teilung teilt sich die Dotterzelle zum ersten Male äqual, so dass wir von jetzt an zwei Dotterzellen haben. Dass Dottergehalt einen verzögernden Einfluss auf die Teilungsgeschwindigkeit ausübt, ist eine Regel, die beim Studium der Eifurchung immer bestätigt wird. Weil beim *Balanus*-Ei der Dottergehalt der Dotterzelle den protoplasmatischen Zellen gegenüber so ungemein gross ist, liess sich auch eine sehr bedeutende Verzögerung der Teilungen derselben erwarten. Dennoch erwies sich diese Verzögerung bei den vorhergehenden Teilungen als

sehr gering, eine Erscheinung, wofür ich die Erklärung in dem Umstande erblicken zu müssen glaubte, dass die Teilungen der Dotterzelle so stark inäqual waren. Denn dass Inäqualität der Teilung die durch den Dottergehalt bedingte Verzögerung wieder mehr oder weniger aufzuheben scheint, habe ich in meiner *Scoloplos*-Arbeit betont. Bei der 5. Teilung jedoch haben wir es mit einer äqualen Teilung der Dotterzelle zu tun und dennoch findet dieselbe, wie z. B. Fig. 14 zeigt, unmittelbar nach der von $d^{5.2}$ statt, und der Zeitraum zwischen beiden Teilungen ist nicht grösser als er zwischen zwei der oben erwähnten Gruppen von protoplasmatischen Zellen ist. Von einem Einfluss des dennoch sehr grossen Dottergehalts lässt sich folglich nur wenig verspüren, und so bleibt es, wie wir sehen werden, auch bei den weiteren Teilungen. Eine Erklärung für diese merkwürdige Tatsache vermag ich nicht zu geven.

Betrachten wir schliesslich die Richtung der Teilungen. Hierbei ist es wieder am leichtesten, von der Vorstellung auszugehen, dass sich am Ei vier Quadranten unterscheiden lassen. Jeder Quadrant enthält die Nachkommen einer der vier Zellen des vierzelligen Stadiums. Bis jetzt haben wir gesehen, dass in der Richtung der Teilungen die vier Quadranten übereinstimmten. Für die *a*-, *b*- und *c*-Quadranten lässt sich das auch für die fünfte Teilung behaupten. Eine Ausnahme bildet jedoch der *d*-Quadrant. Betrachten wir zuerst die drei zuerstgenannten Quadranten. Die Zellen $a^{5.3}$—$c^{5.3}$ und $a^{5.4}$—$c^{5.4}$ teilen sich sämtlich äquatorial, also senkrecht zur vorhergehenden Teilung. Hierbei wird also wieder die „Brechungsfurche" zwischen a^3 und c^3 (vergl. oben) als animaler Pol gedacht. In $d^{5.3}$ und $d^{5.4}$ dagegen findet diese Teilung nicht senkrecht zur vorhergehenden, sondern ungefähr in derselben Richtung statt. Dennoch ist es möglich, dass auch diese Teilung als eine ürsprünglich äquatoriale zu betrachten wäre, deren Richtung jedoch sekundär durch den Druck der umliegenden Zellen abgeändert wäre. Wenigstens sehen wir in Fig. 18 die Verbindungslinie der Kerne von $d^{6.7}$ und $d^{6.8}$ mit derjenigen von $d^{6.5}$ und $d^{6.6}$ schon einen Winkel bilden und nach der folgenden

Teilung ändert sich die Lage der Tochterzellen noch mehr in dieser Richtung, wie wir sehen werden. Aber was besonders für die obige Auffassung spricht, dass die Richtung dieser Teilungen im *d*-Quadrant ursprünglich mit derjenigen in den *a*-, *b*- und *c*-Quadranten übereinstimmt, ist der Umstand, dass dies bei *Lepas* nach Bigelow (vergl. seine Fig. 55) tatsächlich der Fall ist und die Teilungen von $d^{5.3}$ und $d^{5.4}$ hier wirklich deutlich äquatorial sind, indem $d^{5.2}$ sich nicht so zwischen beide einkeilt, wie das bei *Balanus* der Fall ist, vielleicht infolge des grösseren Dotterreichtums. In den Zellen $a^{5.1}$—$c^{5.1}$, und auch in $d^{5.2}$ findet die Teilung senkrecht zur vorhergehenden, also meridional, statt. Dieser meridionale Charakter ist freilich deutlicher im *b*- und *d*-Quadrant als in den beiden seitlichen *a*- und *c*-Quadranten. Je weiter die Gastrulation jedoch fortschreitet, um so grösser wird, infolge der dabei auftretenden Zellverschiebungen, die Übereinstimmung in der Lage der Zellen in den *a*-, *b*- und *c*-Quadranten. In den Zellen $a^{5.2}$—$c^{5.2}$ schliesslich findet die Teilung in derselben Richtung wie die 4. Teilung statt. Die Spindeln dieser drei Teilungen strahlen also vom Blastoporus aus. Auch hierin weicht der *d*-Quadrant wieder ab, die Teilung ist in der Dotterzelle $d^{5.1}$ senkrecht zur vorhergehenden. Nehmen wir jedoch an, dass bei den Zellen $d^{5.3}$ und $d^{5.4}$, wie oben ausgeführt, die äquatoriale Teilung die ursprüngliche ist, so bildet die Dotterzelle $d^{5.1}$ die einzige Ausnahme von der Regel, dass die Teilungen in allen vier Quadranten in entsprechender Weise verlaufen. Und ich kann nicht umhin, hier abermals auf die grosse Übereinstimmung zu weisen, welche auch diese 5. Teilung wieder mit dem für *Echinus* so typischen Schema aufweist. Auch bei *Echinus* teilen sich die acht um den animalen Pol gelagerten Zellen (die „Mesomeren") jetzt äquatorial, die vier darunter gelegenen „Makromeren" meridional, und die vier um den vegetativen Pol liegenden „Mikromeren" wieder äquatorial. Das Schema ist also wieder genau dasselbe wie für *Balanus* und *Lepas*, wobei nur die Dotterzelle $d^{5.1}$ eine Ausnahme macht. Indessen fand ich, dass bei *Balanoglossus* die Teilung der Mikromeren ebenso wie die der Makromeren meridional ist

(Stiasny, 1914). Hiermit stimmt also das Verhalten der Dotterzelle $d^{5.1}$ überein. Eine weitere Bedeutung ist dennoch dieser Ähnlichkeit des Furchungsverlaufs wohl nicht beizulegen.

Eigentümlich und einigermassen abweichend von *Balanus* ist das Verhalten von $b^{6.3}$ und $b^{6.4}$ nach Bigelow bei *Lepas*. Die Teilungsspindel in $b^{5.2}$ liegt bisweilen in derselben Richtung wie bei *Balanus*, bisweilen aber auch senkrecht darauf oder in einer vermittlenden Lage. Ähnliche Verschiedenheiten weist infolgedessen auch die Lage der Tochterzellen auf, aber auch wenn diese so ist wie bei *Balanus*, findet dennoch nachher eine Umlagerung statt, wodurch sie neben einander am Rande des Blastoporus zu liegen kommen. Diese eigentümliche Umlagerung betrachtet Bigelow als einen Fall von „adjustment to least resistance".

Die beiden Dotterzellen liegen anfänglich wie die beiden Kotyledonen in einem Dicotylensamen, z. B. in einer Kaffeebohne, ihre Berührungsfläche geht durch die Längsachse des länglichen Eies und stimmt mit der Symmetrie-Ebene überein. Bald jedoch ändert sich dies und tritt eine allgemeine Zellverschiebung ein. Um diese zu verfolgen ist es jedoch nötig zuerst die Lage der Mikromeren näher ins Auge zu fassen.

Die Kappe von Mikromeren umwächst immer mehr die grosse Dotterzelle und dies wird noch beschleunigt durch die Abschnürung der letzten Mikromeren seitens der Dotterzelle am Rande der Kappe. Aus der Betrachtung der Fig. 39, wo eben $d^{5.2}$ abgeschnürt wird, geht dies ohne weiteres hervor. Der animale Pol, der noch immer durch die Anwesenheit des Polkörperchens angedeutet wird, findet sich nahe am Vorderende des Eies, ein wenig auf der Seite. Ob dies die dorsale oder die ventrale Seite des künftigen Embryos ist, lässt sich, wie die weitere Entwicklung zeigen wird, nicht gut entscheiden, weil in einem gewissen Stadium die Orientierung unmöglich wird. Jedenfalls findet auf der entgegengesetzten Seite, nahe dem hinteren Ende des Eies die Zusammenziehung der Ränder des Blastoporus und der Verschluss desselben statt. Der Blastoporus liegt somit dem animalen Pole diametral gegenüber, anders als das bei den Anneliden der Fall ist. Ver-

gleicht man Fig. 39, 40 und 41 miteinander, so sieht man die Umwachsung der Dotterzelle(n) immer weiter fortschreiten und den Blastoporus sich allmählich zusammenziehen. Dabei wandert die Zelle $d^{5.2}$, und zwar während sie sich in $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ teilt, um das hintere Ende des Eies nach der anderen Seite hinüber. Die Mikromerenkappe umwächst also den hinteren Pol des Eies. Auch in Fig. 14 und 16 ist dies zu sehen.

Nun ist vom vierzelligen Stadium ab bis jetzt die Eifurchung zwar in bilateral-symmetrischer Weise vor sich gegangen und jede Zelle hat ihre Antimere auf der gegenüberliegende Hälfte des Eies. Allein die Lage der Zellen ist keineswegs eine genau bilateral-symmetrische, wie z. B. die Fig. 14 und 18 lehren. Die die beiden Hälften des Eies trennende Medianlinie ist hier verdickt angegeben. Sie wird in Fig. 14 durch die medianen Zellen $d^{5.1}$, $b^{6.3}$ und $b^{6.4}$ unterbrochen. Es lässt sich deutlich eine gewisse Torsion der Mikromeren beobachten, welche am deutlichsten ihren Ausdruck darin findet, dass die Zellen $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ völlig schief auf dem Hinterende des Eies sitzen und auch die Teilungsspindel der Dotterzelle steht nicht senkrecht zur Längsachse des Eies, sondern weicht in derselben Richtung davon ab. Bei allen Eiern liess sich diese Abweichung ohne Ausnahme constatieren. Während aber in Fig. 14 eine Verschiebung der Zellen $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ nach rechts sich nachweisen lässt und eine entsprechende Drehung der Spindel der Dotterzelle, gab es andere Eier, bei denen die Sache gerade umgekehrt verlief und welche sich mehr oder weniger genau zu jenen spiegelbildlich verhielten. Auf diese Erscheinung wurde schon früher hingewiesen. Am allgemeinsten war das in Fig. 14 abgebildete Verhalten, das umgekehrte wurde nur etwa halb so oft gefunden. Schon früher haben wir diese letzteren Eier den in inversem Sinne sich furchenden Gastropodeneiern verglichen.

Dadurch dass, wie wir sahen, der Dottergehalt von $d^{5.1}$ nur eine auffallend geringe Verzögerung der Teilungsgeschwindigkeit dieser Zelle herbeiführte, lässt sich ein Ruhestadium von 32 Zellen unterscheiden. Insofern ist dies jedoch kein Ruhestadium als darin eine grosse und eigentümliche Gestaltsveränderung des

Eies und Umlagerung der Blastomeren stattfindet. Der Grund hierfür liegt wohl im Verhalten der beiden Dotterzellen $d^{6.1}$ und $d^{6.2}$. Kurz nach der Teilung liegen diese, wie erwähnt, ungefähr wie die beiden Kotylen in einer Bohne, die Teilung hat senkrecht zur Längsachse der Zelle stattgefunden. Nun scheint die eben erwähnte Lage der beiden Dotterzellen eine labile zu sein. Es findet wenigstens eine Gestaltsveränderung statt, durch welche die Berührungsfläche beider, welche bis jetzt durch die Längsachse des Eies ging, jetzt eine zu derselben senkrechte Lage erhält. Die Gestalt der Dotterzellen wird dadurch isodiametrisch. Betrachten wir nun das Ei (Fig. 18, 19), so zeigt sich, dass die Lage der Zellen eine ganz andere geworden ist. Ziehen wir wieder dieselbe dicke Linie wie in den Figg. 14 und 15, so verläuft diese nicht mehr ungefähr in der Richtung der Längsachse des Eies, sondern nahezu senkrecht darauf, und dasselbe ist der Fall mit der Berührungsfläche der beiden Dotterzellen, welche in Fig. 18 mit gestrichelter Linie angegeben ist. Mit der Form- und Lageveränderung der Dotterzellen geht also eine Umlagerung der Mikromeren Hand in Hand. Am einfachsten jedoch lässt sich das Stadium der Fig. 18 und 19 aus demjenigen der Fig. 14 und 15 ableiten, indem wir einfach ohne weiteres eine Gestaltsveränderung der beiden Dotterzellen annehmen. Hierdurch wird eine Gestaltsveränderung des ganzen Eies bedingt, worin auch die Mikromeren einbezogen werden, ohne dass jedoch von einer Umlagerung die Rede zu sein braucht. Nur ist es merkwürdig, dass die neue Gestalt des Eies so genau mit der früheren übereinstimmt, was vielleicht auf die Anwesenheit der Dotterhaut zurückzuführen ist.

Neben Eiern, wie das in Fig. 18 abgebildete, gab es auch wieder solche, die sich zu ihm genau spiegelbildlich verhielten, wo folglich $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ nicht rechts, sondern links von den beiden Dotterzellen $d^{6.1}$ und $d^{6.2}$ lagen. Ihre Zahl war jedoch wieder viel geringer. Der Unterschied zwischen gewöhnlichen und „invertierten" Eiern ist in diesem Stadium besonders auffallend.

Einen Sagittalschnitt durch das Ei der Fig. 18 zeigt die Fig. 42, welche einen grossen Unterschied mit einem entsprechenden Schnitt

durch das ebenfalls 32-zellige Ei der Fig. 17, wie er in Fig. 41 abgebildet wird, aufweist. Hier werden beide Dotterzellen getroffen, in Fig. 41 nur eine. Auch liegt der Blastoporus viel weniger dem hinteren Ende des Eies genähert. Dass er hier soviel weiter offen zu sein scheint als in Fig. 41, rührt daher, dass der Blastoporus (d. h. die Stelle wo die beiden Dotterzellen $d^{6.1}$ und $d^{6.2}$ noch frei an der Oberfläche liegen) die Gestalt eines länglichen Schlitzes hat (vergl. Fig. 17 und 18) und dass diese Schlitze in Fig. 41 quer, in Fig. 42 längs getroffen ist.

Aufmerksamkeit verdient noch das Verhalten der Zellen $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$, der beiden Nachkommen der zuletzt von der Dotterzelle abgeschnürten Mikromere $d^{5.2}$. Während die übrigen Mikromeren eine gleichmässige Bekleidung der Dotterzellen bilden, in der Gestalt eines Plattenepithels, offenbaren die Zellen $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ schon jetzt ein Bestreben in die Tiefe zu dringen. Liess man das Ei, nachdem der optische Schnitt der Fig. 42 abgebildet worden war, sich ein klein wenig umrollen, so erhielt man den in Fig. 43 wiedergegebenen optischen Schnitt, der somit durch die Zellen $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ geht (vergl. Fig. 18). Man sieht hier gleich, wie das Verhalten dieser beiden Zellen von demjenigen der anderen Mikromeren abweicht. Beim Verschluss des Blastoporus sinken diese Zellen mit in die Tiefe und werden zu Mesoderm.

Dass die Berührungsebene beider Dotterzellen der Längsachse des Eies gegenüber nicht immer dieselbe Lage einnimmt, sondern ihr das eine mal parallel, dann wieder quer oder schief zu derselben sein kann, wurde schon von BUCHHOLZ (1869) angegeben, der indessen ebensowenig wie HOEK (1876) die verschiedenen Bilder als aufeinanderfolgende Stadien erkannte. Auch bei *Lepas* wurde von BIGELOW (1902) eine ähnliche, die bilaterale Symmetrie störende Torsion bemerkt, aber aus seinen Abbildungen geht wohl hervor, dass sie hier lange nicht so bedeutend ist als bei *Balanus*, was wohl mit dem geringeren Dottergehalt der Eier zusammenhängt.

6. Teilung. — Auch bei der 6. Teilung gehen die *a*- und *b*-Zellen wieder voran, bald von den *c*-Zellen gefolgt. Dies zeigen

die Figg. 20 und 21, obgleich in der letzteren Fig. sich noch *a*- und *b*-Zellen ungeteilt finden ($a^{6.3}$, $a^{6.4}$, $b^{6.3}$, $b^{6.4}$), während die *c*-Zellen schon angefangen haben sich zu teilen. Dann folgen die Nachkommen von $d^{4.2}$, darauf diejenigen von $d^{5.2}$, $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$, welche, wie erwähnt, in die Tiefe sinken. Letztere haben sich im Ei der Fig. 22 z. B. noch nicht geteilt, während von den Nachkommen von $d^{4.2}$ noch eine, $d^{6.5}$, in der Teilung begriffen ist. Im allgemeinen lässt sich sagen, dass die Teilungen in der Gegend des animalen Poles zuerst auftreten, dann über die Oberfläche des Eies nach dem Blastoporus vorschreiten, während die hier in die Tiefe gesunkenen Meso- und Entodermzellen sich zu allerletzt teilen. Sämtliche Teilungen der Mikromeren sind äqual und die gleichmässige Grösse der Zellen zusammen mit der oben erwähnten Gestaltsveränderung des Eies, macht es allmählich immer schwieriger die einzelnen Blastomeren wiederzuerkennen. Wie die Spindeln in Fig. 20 zeigen, ist die Richtung der Teilungen oft derart, dass von zwei Schwesterzellen die eine sich senkrecht zu der anderen teilt. Am besten lassen sich die einzelnen Teilungen noch an den Zellen im Umkreis des Blastoporus verfolgen. Wir sehen in Fig. 22, dass $a^{6.1}$—$c^{6.1}$ und $a^{6.2}$—$c^{6.2}$ sich alle sechs parallel der Längsachse des Eies teilen, zusammen ein breites Band von 12 Zellen bildend. Von den Tochterzellen von $a^{5.2}$—$c^{5.2}$ teilt sich je eine, $a^{6.4}$—$c^{6.4}$, senkrecht zur anderen, $a^{6.3}$—$c^{6.3}$. Die Grenzen zwischen diesen drei Gruppen, welche am Blastoporusrande liegen, sind in Fig. 21 und 22, und auch in späteren Abbildungen, mit dicker Linie angegeben. Wir sehen, dass hier wieder die *a*-, *b*- und *c*-Zellen sich in gleicher Weise verhalten und drei gleichförmige Gruppen bilden, welche sich, ungeachtet der gleichmässigen Grösse der Zellen, auch in späteren Stadien noch gut unterscheiden lassen. Auch darin stimmen sie überein, dass in allen drei Gruppen die am Blastoporusrande liegende Zelle, $a^{7.5}$—$c^{7.5}$, in die Tiefe sinkt und zu Mesoderm wird.

Am gegenüberliegenden Rande des Blastoporus liegen Nachkommen von $d^{4.2}$, denn, wie erwähnt, sinken die beiden Nachkommen der zuletzt abgeschnürten Mikromere, $d^{5.2}$, welche sich

hier fanden, in die Tiefe und werden zu Mesoderm. Nun lagen hinter diesen beiden, auf einer Querreihe, wie aus Fig. 15, 18 und 21 ersichtlich, $d^{6.6}$, $d^{6.5}$, $d^{6.7}$ und $d^{6.8}$. Am Rande des sich einengenden Blastoporus ist jedoch nicht mehr für vier Zellen Platz, auch nicht nachdem sie sich senkrecht zum Blastoporusrande geteilt haben, und folglich vier halb so grossen Zellen den letzteren begrenzen würden. Die Folge ist, dass sie zum Teil vom Blastoporusrande abgedrängt werden und nur noch drei an dessen Begrenzung beteiligt sind. Es sind dies, wie Fig. 22 zeigt, die Zellen $d^{7.11}$, $d^{7.13}$ und $d^{7.15}$, welche später auch noch Mesoderm liefern werden. Die Lage der übrigen *d*-Mikromeren ist dadurch natürlich eine ziemlich unregelmässige und asymmetrische geworden.

Mittlerweile ist die eigentümliche Gestaltsveränderung der Makromeren, wie sie sich nach der vorigen Teilung beobachten liess und welche auch eine so merkwürdige Lageveränderung der Mikromeren bedingte, wieder teilweise zurückgegangen, und der Blastoporus nähert sich allmählich wieder dem hinteren Ende des Eies. Dies zeigt auch der Längsschnitt der Fig. 44, wenn man diese mit Fig. 42 vergleicht. Auch liegen die Kerne der beiden Dotterzellen, $d^{6.1}$ und $d^{6.2}$, in Fig. 21 wieder mehr nebeneinander, während sie in Fig. 18 viel mehr übereinander lagen. [1])

Jetzt bleibt noch die Teilung der Dotterzellen zu besprechen übrig. Diese erfolgt zwar zuletzt, aber viel bleiben sie doch auch jetzt wieder nicht gegenüber den übrigen zurück. Bei dieser Teilung erfolgt wieder eine ähnliche Umgestaltung des Eies wie bei der vorhergehenden. Die Grenze der beiden Dotterzellen kommt wieder senkrecht zur Längsachse des Eies zu liegen (Fig. 23 *) und die Epiblastzellen erleiden wieder eine entsprechende Umlagerung. Man sieht z. B. wie im Ei der Figg. 23—25, wo leider die Zellgrenzen sich nicht gut erkennen liessen, die medianen *b*-Zellen ganz auf der einen Seite liegen und die ebenfalls medianen *d*-Zellen auf der gegenüberliegenden, während die lateralen *a*- und *c*-Zellen an den beiden spitzen Enden des Eies sich befinden.

1) Man wird bemerken, dass das Ei der Fig. 21 zur inversen Furchungsreihe gehört (vergl. Fig. 18).

Alles genau wie in der Fig. 18. Nur fand ich immer, dass die Gestalt des Eies in diesem Stadium weniger länglich ist und sich mehr der Kugelform nähert als in vorigen — und auch in folgenden – Stadien. Dass der Blastoporus sich ebenfalls wieder vom hinteren Ende des Eies entfernt, geht auch hervor aus einer Vergleichung der Längsschnitte der Figg. 42, 44, 45 und 46. In den beiden letzteren findet man wieder ungefähr denselben Zustand wie in Fig. 42 zurück.

Weil die Gastrulation mittlerweile fortschreitet und die beiden Dotterzellen bald ganz von der Oberfläche verschwunden sind, lässt sich die Teilung der letzteren am besten an Schnitten studieren, wie sie uns die Figg. 45 und 46 zeigen. Während die vorhergehende Teilung zum ersten Male eine äquale, eine Dotterteilung, war, findet jetzt abermals, und zwar zum letzten Male, eine inäquale Teilung statt, wobei zwei protoplasmatische Zellchen nach dem Blastoporus abgeschnürt werden, $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$. Diese Zellchen werden zu Mesoblast und die beiden Dotterzellen, $d^{7.1}$ und $d^{7.3}$, können von jetztan als Entodermzellen bezeichnet werden.

Beim Verschluss des Blastoporus sind mehrere Mikromeren am Rande desselben von den umliegenden Zellen überwachsen worden und von der Oberfläche verschwunden. Sie werden zu Mesoblast und lassen sich den beiden von den Dotterzellen abgeschnürten Zellchen, $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$, welche man Entomesoblast nennen kann, als Ectomesoblast gegenüberstellen. Es sind das, wie schon erwähnt, die beiden Nachkommen der zuletzt abgeschnürten Mikromere, $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$, welche bald in $d^{7.5}$, $d^{7.6}$, $d^{7.7}$ und $d^{7.8}$ zerfallen, nebst von den a-, b- und c-Zellen je derjenigen, welche am Blastoporusrande liegt, $a^{7.5}$, $b^{7.5}$ und $c^{7.5}$. In Fig. 22 sieht man all diese Zellen im Wegsinken begriffen, in Fig. 23 liegen sie alle unter der Oberfläche, ihre Kerne sind mit Strichelung angegeben. Die Zahl sämtlicher Mesodermzellen beträgt hier $4 + 3 + 2 = 9$, die Zahl der Entodermzellen 2, die Zahl der Ectodermzellen, welche jedoch noch mehr Mesoblast liefern werden, $64 - 9 - 2 = 53$. Die Schnitte der Figg. 45 und 46 zeigen auch besonders schön das Wegsinken der Ectomesoblastzellen unter die Oberfläche.

Die Abschnürung der beiden Entomesoblastzellen wurde von BIGELOW (1902) bei *Lepas* nicht beobachtet, bei der 6. Furchung bleiben nach ihm die beiden Dotterzellen ungeteilt, so dass das hierauf folgende Ruhestadium aus 62 Zellen besteht. Die von ihm beobachteten Mesoblastzellen entsprechen denn auch ausschliesslich meinem Ectomesoblast, obgleich er meint, dabei die Zellen $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ als Entomesoblast oder primären Mesoblast den übrigen als sekundären oder Ectomesoblastzellen gegenüberstellen zu müssen. Mir scheint eine derartige Trennung nicht genügend begründet, die Entstehung von $d^{5.2}$ unterscheidet sich grundsätzlich in nichts von derjenigen der vorher von der Dotterzelle abgeschnürten Mikromeren, aus deren letzter BIGELOW's Ectomesoblast hervorgeht. Auch in ihrem Verhalten stimmen die Nachkommen von $d^{5.2}$ anfangs ganz mit den Ectomeren überein. Eine Vergleichung von $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ mit den Teloblasten von Anneliden und Mollusken halte ich namentlich für völlig unberechtigt, ihr weiterer Teilungsmodus hat nichts teloblastisches und unterscheidet sich in nichts von demjenigen der übrigen Mesoblastzellen, von denen sie sich auch ihrer Grösse nach gar nicht unterscheiden. Bei der grossen Übereinstimmung in der Furchungsweise von *Lepas* und *Balanus* ist es wohl wahrscheinlich, dass die Abschnürung der wirklichen Entomesoblastzellen, $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$, von BIGELOW übersehen worden ist.

Wohl wurde dieselbe von GROOM (1894) bei *Lepas anatifera* beobachtet. Dieser Untersucher verfiel jedoch in einen entgegengesetzten Irrtum als BIGELOW, indem er sämtliche Mesoblastzellen in dieser Weise von den beiden Dotterzellen sich abschnüren lässt. Offenbar haben also weder GROOM, noch BIGELOW ganz das Rechte getroffen: BIGELOW hatte Recht, als er GROOM's Angabe, dass der ganze Mesoblast von den Dotterzellen herstammt, bestritt, aber er übersah, dass wenigstens doch ein kleiner Teill desselben in der Weise, wie es GROOM angiebt, aus den letzteren hervorgeht.

Von den *a*-, *b*- und *c*-Zellen ist es je die am Blastoporusrande liegende, $a^{7.5}$, $b^{7.5}$, $c^{7.5}$, welche in die Tiefe sinkt und zu Mesoblast wird. Sie entsprechen den „secondary mesoblasts" BIGELOW's. Bei *Lepas* indessen grenzt der *b*-Quadrant nicht mit einer, sondern

mit zwei Zellen an den Blastoporusrand, infolge der oben schon erwähnten Umlagerung von $b^{6.3}$ und $b^{6.4}$, welche neben einander, quer zur Längsachse des Eies, zu liegen kommen. In Übereinstimmung hiermit zählt Bigelow nicht drei, sondern vier „secondary mesoblasts", indem $b^{6.3}$ und $b^{6.4}$ nach ihrer Teilung je eine Mesoblastzelle liefern.

Obgleich das Ei von *Balanus balanoides* beträchtlich dotterreicher ist als dasjenige von *Lepas anatifera* und die Dotterzelle entsprechend grösser, findet dennoch die Vollendung der Gastrulation nicht nennenswert später statt. Um die grössere Dotterzelle zu umspannen müssen aber die Mikromeren bei *Balanus* sich viel stärker abflächen, wie denn auch aus einem Vergleich meiner Schnitte mit denjenigen Bigelow's für *Lepas* deutlich hervorgeht.

7. Teilung. — Schon während der 6. Teilung der Dotterzellen fängt in den dem animalen Pole zunächst gelegenen Entodermzellen die 7. Teilung wieder an, wie aus den Figg. 23—25 und 45—46 hervorgeht. Die einzelnen Teilungen der Ectodermzellen auseinanderzuhalten ist von nun an nicht mehr gut möglich und lohnt jedenfalls die Mühe nicht. Nur wollen wir im Allgemeinen constatieren, dass sie wieder am animalen Pole anfangen, und, sich auf der Oberfläche des Eies wie eine Welle fortpflanzend, auf den Blastoporus zuschreiten. Halbwegs ist dieser Prozess z. B. in Fig. 26 vollendet, wo an der Grösse der Kerne die geteilten von den ungeteilten Zellen leicht zu unterscheiden sind. In Fig. 27 nähern sich die Teilungen dem Blastoporus, nur die um den Blastoporus gelegenen Zellen tragen noch den Exponenten 7, während die übrigen alle schon 8 haben.

Soweit sich das hier verfolgen lässt, verlaufen in den *a*-, *b*- und *c*-Quadranten, deren Grenzen wieder dick gezeichnet sind, die Teilungen wieder in übereinstimmender Weise, nämlich in den Zellen $a^{7.1}$—$c^{7.1}$ und $a^{7.3}$—$c^{7.3}$ alle meridional, in $a^{7.7}$—$c^{7.7}$ und $a^{7.8}$—$c^{7.8}$ alle äquatorial, während $a^{7.6}$—$c^{7.6}$ noch in Ruhe sind, aber sich, wie die Figg. 28 und 31 zeigen, ebenfalls äquatorial teilen werden. So entstehen drei Zellengruppen mit gleichförmiger Anordnung der Zellen, welche auch jetzt noch die Wiedererken-

nung der letzteren möglich macht. Freilich ist die Anordnung noch immer eine sehr asymmetrische, was sofort ins Auge springt, wenn wir bei der Betrachtung der Fig. 27 wieder bedenken, dass die *b*- und *d*-Zellen die beiden medianen, die *a*- und *c*-Zellen die beiden seitlichen Gruppen bilden. Auch in Fig. 28 fällt die Torsion der Ectodermzellen gleich auf, in Fig. 31 dagegen ist sie bedeutend zurückgegangen. Dick sind in all diesen Figuren die Grenzen der vier Quadranten gezeichnet, und ausserdem der Umriss des Blastoporus.

Bei der Betrachtung eines Eies, wie in Fig. 27 dargestellt, lässt sich bei geeigneter Einstellung des Mikroskops wegen der grossen Durchsichtigkeit des Objects auch ganz gut die Lage der Meso- und Entoblasten im Innern beobachten. Dunkel punktiert sind angegeben die beiden Entodermkerne, $d^{7.1}$ und $d^{7.3}$, welche natürlich am tiefsten liegen, wie z. B. ein Blick auf Fig. 47 lehrt. Ihre Gestalt ist gewöhnlich nicht rund, sondern eigentümlich abgeplattet. Dunkel punktiert sind dann weiter angegeben die vier Nachkommen von $d^{5.2}$ — das sind also $d^{7.5}$—$d^{7.8}$ —, welche den „primary mesoblasts" BIGELOW's entsprechen. Sie liegen bei der Betrachtung der Fig. 27 alle rechts vom Blastoporus, ebenso wie die oberflächlichen *d*-Zellen. Links vom Blastoporus liegen die drei Zellen $a^{7.5}$, $b^{7.5}$ und $c^{7.5}$, welche BIGELOW's „secondary mesoblasts" entsprechen. Von diesen Zellen ist zur leichteren Unterscheidung von den vorhergenannten nur der Umris mit punktierter Linie angegeben. Jede dieser drei Zellen liegt ungefähr unter ihrer Schwesterzelle ($a^{7.6}$—$c^{7.6}$). Die beiden Entomesoblasten, $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$, schliesslich, welche sich durch die Kleinheit ihrer Kerne auszeichnen, liegen noch immer dicht unter dem Blastoporus. Die Zahl der Mesoblasten beläuft sich also noch immer auf $2 \times 2 + 3 + 2 = 9$.

Auch in Fig. 28 lassen sich diese alle wiederfinden; mit punktierter Linie ist auch hier der Umriss ihrer Kerne angegeben. Die Nachkommen von $d^{4.1}$ weisen ein deutliches Bestreben auf, vom Blastoporus wegzuwandern, $d^{7.8}$ ist z. B. schon eine beträchtliche Strecke von ihm entfernt.

Noch weiter lässt sich die Lage der Meso- und Entoblasten studieren an einem optischen Längsschnitt, wie ihn Fig. 47 durch das Ei der Fig. 28 bietet. In diesen genau sagittalen Schnitt fielen die beiden Entomesoblasten $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$. Bei höherer Einstellung des Mikroskops wurden die Kerne der drei „secondary mesoblasts" Bigelow's, $a^{7.5}$, $b^{7.5}$ und $c^{7.5}$, sichtbar. Ihr Umriss ist so wie in Fig. 27, mit gestrichelter Linie angegeben. Bei tieferer Einstellung dagegen wurden die vier Nachkommen von $d^{5.2}$, also $d^{7.5}$—$d^{7.8}$, sichtbar. Ihre Kerne sind, wie in Fig. 27, dunkel punktiert angegeben.

Die Kerne der Entoblasten liegen noch immer ziemlich dicht unter dem Blastoporus. Aus der Richtung der Berührungsfläche beider Entoblasten lässt sich, wie in Fig. 44, erkennen, dass der Blastoporus wieder auf der Rückwanderung nach dem Hinterende des Eies begriffen ist, wobei, wie die Fig. 31 zeigt, auch die symmetrische Lage der Ektoblasten wieder hergestellt wird.

Im Ei der Fig. 29 liessen sich die einzelnen Ectodermzellen im Umkreis des Blastoporus weniger gut bestimmen. Zwar lassen sich über ihre Bezeichnung Vermutungen aufstellen, aber diese bleiben doch ungewiss. Deutlicher ist die Lage der Mesodermzellen, wie sie in Fig. 30 bei genau derselben Lage des Eies, aber etwas tieferer Einstellung des Mikroskops angegeben ist. Die vier Nachkommen von $d^{5.2}$, welche auch hier für den Beobachter wieder rechts vom Blastoporus liegen, haben alle Teilungsspindeln. Die drei „secondary mesoblasts" Bigelow's $a^{7.5}$—$c^{7.5}$, links vom Blastoporus, haben sich schon in sechs Tochterzellen zerlegt, $a^{8.9}$—$c^{8.9}$ und $a^{8.10}$—$c^{8.10}$, deren Kerne in der Fig. mit einfacher oder doppelter Schraffierung angegeben sind, je nachdem sie ein wenig mehr nach oben oder mehr in der Tiefe lagen, also bei höherer oder tieferer Einstellung des Mikroskops sichtbar wurden. Die zwei von den Entoblasten abgeschnürten Mesoblasten $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$ haben sich noch nicht geteilt. Durch die Wanderung des Blastoporus nach hinten liegen sie nicht mehr dicht unter, sondern ein klein wenig vor demselben.

Von den beiden Entodermzellen findet sich die eine, $d^{7.1}$, in

Teilung, die andere, $d^{7.3}$, ist noch in Ruhe. Ausser den jezt aufgezählten finden sich nun noch drei weitere Kerne unter der Oberfläche des Eies. Sie sind in Fig. 30 mit 1, 2 und 3 bezeichnet, und ihre Lage ist dicht unter der Oberfläche. Diese drei Zellen sind drei weitere Mesoblasten, welche bei der 7. Teilung vom Rande des Blastoporus in die Tiefe gesunken sind. Bestimmen wir in Eiern, wo die 7. Teilung beendet ist, die Zahl der Mesoblasten, so beläuft sich diese auf 21. Nach der 6. Teilung war ihre Zahl 9 und wenn diese sich geteilt hätten, ohne das neue hinzugekommen wären, so müsste jetzt die Zahl der Mesoblasten 18 betragen. Wir finden aber immer drei weitere, obgleich die einzelnen Mesoblasten, wenn ihre Zahl so gross geworden ist und sie sich ausserdem vom Blastoporus zu entfernen und unter dem Ektoderm zu verbreiten anfangen, sich nicht mehr einzeln bestimmen lassen, wie das zuletzt in Fig. 30 noch möglich war. Auch finden wir bei Zählung der Mesoblasten wohl einmal die Zahl 19 oder 20, wie in Fig. 31, wo ihre Kerne mit punktiertem Umriss angegeben sind. Aber in diesem Fall zeigt sich immer, dass einer oder beide Entomesoblasten, $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$, sich noch nicht geteilt haben, wie erstens aus der Grösse ihrer Kerne hervorgeht und zweitens durch die Bestimmung der gesammten Zellenzahl des ganzen Eies bestätigt wird. Hierzu wird das Ei zuerst von vorn, wie in Fig. 31, dann von der entgegengesetzten Seite abgebildet. Die am Rande der Zeichnungen gelegenen Kerne, welche in beiden Abbildungen angegeben sind, werden in beiden identifiziert, und nun lässt sich die Gesammtzahl der Kerne im Eie durch Zählung in beiden Figuren bestimmen. Für das Ei der Fig. 31 fand ich z. B. 127 Kerne, das heisst also einer weniger als $128 = 2^7$. Weil die beiden Entoblasten sich geteilt hatten, blieb nur die Annahme übrig, dass einer der beiden Entomesoblasten, welche sich immer, wohl wegen ihrer Kleinheit, sehr spät teilen, sich noch nicht geteilt hatte, und dies stimmte wieder ganz zu der Tatsache, dass die mit 12 bezeichnete Mesoblastzelle, dicht unter dem Blastoporus, sich durch die Grösse ihres Kernes von den übrigen unterschied.

Wir sahen also, dass bei der 7. Teilung abermals drei Mesoblasten in die Tiefe sinken, welche man nach BIGELOW's Nomenklatur als „tertiary mesoblasts" hätte bezeichnen können. BIGELOW jedoch beobachtete ihr Auftreten nicht mehr. Jetzt bleibt noch die Frage übrig, welchen Ektodermzellen diese drei entstammen. Fig. 31 zeigt sofort, dass sie dem *a*-, *b*- oder *c*-Quadranten nicht entstammen können, denn in diesen Quadranten fehlt im Umkreis des Blastoporus keine einzige Zelle. Es bleibt also keine andere Möglichkeit übrig, als dass sie dem *d*-Quadranten entstammen. Dieser grenzt, wie z. B. Fig. 27 zeigt, mit drei Zellen, $d^{7.11}$, $d^{7.13}$ und $d^{7.15}$, an den Blastoporusrand, welche folglich als die Mutterzellen der drei „tertiary mesoblasts" zu betrachten sind. Diese Folgerung wird dadurch bestätigt, dass im Ei der Fig. 27 und 28 die Zelle $d^{7.15}$ besonders, und auch die Zelle $d^{7.11}$ (vergl. auch Fig. 47!) schon deutlich eine Neigung in die Tiefe zu sinken aufwiesen, während die Lage der Teilungsspindel in $d^{7.15}$ in Fig. 47 und in einer entsprechenden Zelle (auch $d^{7.15}$?) in Fig. 48 deutlich darauf hinweisen, dass eine der Tochterzellen dieser Teilung unter die Oberfläche sinken wird.

Schliesslich bleibt noch die Teilung der Dotterzellen zu besprechen übrig, welche, ungeachtet des immer auffälligeren Grössen. unterschieds, bei den Teilungen der Mikromeren (Ecto- und Mesoblasten) nur wieder sehr wenig zurückbleibt. Sie findet sogar gewöhnlich ungefähr gleichzeitig mit, ja, oft noch vor der Teilung der Entomesoblasten, $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$, statt. Die Teilung ist eine Dotterteilung, es entstehen vier Dotterzellen von ungefähr gleicher Grösse. In der einen Entoblastzelle, der hinteren, findet die Teilung senkrecht zur Symmetrieebene des Embryos statt, in der vorderen dagegen liegt die Spindel in der Symmetrieebene, wie aus Fig. 49 hervorgeht. In der vorderen Zelle ist hier die Teilung schon beendet, in der hinteren findet sich eine Spindel senkrecht zur Fläche der Zeichung. Der Blastoporus liegt hier wieder ganz am Hinterende des Eies.

Die weiteren Teilungen lassen sich nicht so vollständig mehr

verfolgen, die immer grössere Zahl und die gleichmässige Grösse der Zellen machen eine Identifizierung derselben von nun an nicht mehr möglich. Es lässt sich jedoch erwarten und wird auch durch die Beobachtung, so weit es möglich ist, bestätigt, dass der weitere Verlauf der Furchung mit dem bis jetzt geschilderten darin übereinstimmt, dass zuerst die Ectomeren in der Nähe des animalen Poles sich teilen, dass die Teilungen dann über die Oberfläche des Eies nach dem Blastoporus fortschreiten, und dass zuletzt die im Innern befindlichen Meso- und Entoblastzellen sich teilen. Daraus lässt sich folgern, dass in einem Ei, wie es die Fig. 50 im Sagittalschnitt darstellt, und wo sich acht Entodermkerne zählen lassen, die 8. Teilung sich vollzogen hat. Die Bestimmung der Zahl der Mesomeren in diesem Stadium wird dadurch ungemein erschwert und praktisch fast unmöglich gemacht, dass dieselben sich vom Blastoporus aus unter dem Ectoderm ausbreiten und, zwischen Ecto- und Entoderm fortgleitend, sich immer mehr zerstreuen. Die Grenzen der Entomeren lassen sich weder an optischen noch an wirklichen Schnitten mit genügender Klarheit beobachten. Nur wenn sie senkrecht zur Schnittfläche stehen sind sie deutlich.

Der Blastoporus bleibt noch eine zeitlang als eine Einsenkung sichtbar (Fig. 50, 51), welche nahe dem Hinterende des Eies liegt. Ich erhalte an sagittalen Schnitten, wie Fig. 50 und 51, den Eindruck, dass eine weitere Einwanderung von Mesoblasten seitens der Ektodermzellen am Rande des Blastoporus nicht ausgeschlossen ist. Mit Bestimmtheit lässt sich allerdings nichts darüber aussagen, denn die Verfolgung der einzelnen Zellen ist nicht mehr möglich. Aber erstens lässt sich eine deutliche Abgrenzung von Ecto- und Mesomeren am Blastoporus nicht feststellen, und zweitens scheint die Anhäufung von Mesoblasten unter dem Blastoporus in Fig. 51 wieder grösser zu sein als in Fig. 50. Obgleich ich beim Aufstellen des Zellenstammbaums hiermit nicht habe rechnen können, muss also die Möglichkeit offen gelassen werden, dass bei folgenden Teilungen noch weitere Mesoblastzellen vom Ectoderm geliefert werden. Gewissheit haben wir hierüber jedoch nicht. Dass vom Entoderm aus kein Mesoblast mehr abgeschnürt wird, steht jedenfalls fest.

VI. Allgemeines und Vergleichendes über die Eifurchung.

Nachdem wir den Entwicklungsprozess Schritt für Schritt verfolgt und geschildert haben, gehen wir jetzt dazu über, die gewonnenen Ergebnisse unter allgemeine Gesichtspunkte zusammenzufassen und denselben womöglich eine Deutung zu geben.

Wir haben gesehen, dass die Dotterzelle, welche anfänglich vom ungefurchten Ei dargestellt wird, nach einander vier sehr inäqualen Teilungen unterliegt, wobei der ganze Dottervorrat jedesmal der einen Tochterzelle zufällt. Mit anderen Worten, die Dotterzelle schnürt nach einander vier dotterarme, ja, wir dürfen wohl sagen dotterlose Mikromeren ab. Diese Mikromeren sind ab^2, c^3, $d^{4.2}$ und $d^{5.2}$. Bei der Abschnürung jeder neuen Mikromere teilen sich zu gleicher Zeit die früher abgeschnürten, resp. deren Nachkommen, und zwar äqual. Mit anderen Worten, die Teilungen finden immer in sämtlichen Blastomeren nahezu gleichzeitig statt. Auffallend ist dabei der Umstand, dass die Dotterzelle, welche so ungemein viel grösser und dotterreicher ist als die übrigen Zellen, dennoch an Teilungsgeschwindigkeit den letzteren gegenüber so wenig nachsteht. Infolgedessen werden in regelmässiger Reihenfolge die Ruhestadien 2, 4, 8, 16, 32 u. s. w. durchlaufen. Dennoch ist die Gleichzeitigkeit der Teilungen nicht vollkommen. Wir sahen, dass im Allgemeinen zuerst die erste Mikromere, ab^2, resp. deren Nachkommen, sich teilen, dann die 2. Mikromere, c^3, resp. deren Nachkommen, dann die 3. Mikromere, $d^{4.2}$, resp. deren Nachkommen, dann die 4. Mikromere, $d^{5.2}$, und zuletzt die Dotterzelle. Die zuletzt genannten Mikromeren natürlich soweit sie schon vorhanden sind. Die Erklärung dieser Reihenfolge, wie sie in Textfig. 1 schematisch dargestellt ist, ist einfach. Offenbar verursacht der Dotter doch eine, sie es denn auch geringe, Verzögerung der Teilung der Dotterzelle. Die zuletzt abgeschnürte Mikromere entsteht also jedesmal ein wenig später als die Tochterzellen der vorigen Mikromere und wird sich, angenommen dass das Ruhestadium für alle, gleich grosse, Mikromeren

eine bestimmte Länge hat, folglich auch ein wenig später teilen. Was die Dotterzelle betrifft, hierin accumulieren sich die Verzögerungen der aufeinanderfolgenden Teilungen, so dass der Zeitraum zwischen der Teilung der Nachkommen der zuerst abgeschnürten Mikromere und der entsprechenden Teilung der Dotterzelle allmählich grösser wird. Erst bei der 6. Teilung ist dieser Unterschied so gross geworden, dass die 7. Teilung in den Nachkommen der 1. Mikromere schon einsetzt, bevor die Teilung der Dotterzellen (deren es dann 2 giebt) vollendet ist. Der verzögernde Einfluss des Dotters ist hier also offenbar viel geringer als wir das z. B. bei Würmern und Mollusken gewohnt sind. Eine Er-

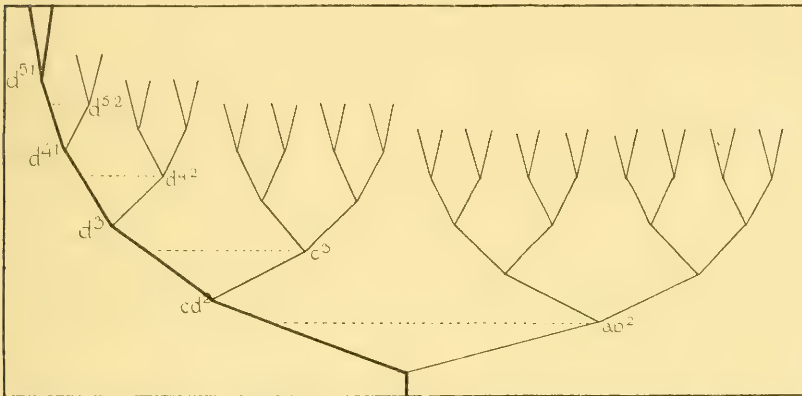


Fig. 1. Schematische Darstellung des Teilungsrhythmus (die dickere Linie deutet die Dotterzelle(n) an).

klärung dafür zu geben ist nicht leicht. Man könnte hier an eine Erscheinung denken, welche vielleicht damit zusammenhängen dürfte. Jedesmal, wenn die Dotterzelle sich zur Teilung anschickt, wird eine sehr deutliche Trennung von Proto- und Deutoplasma in derselben bemerkbar. Der Kern liegt dann, gewöhnlich dicht unter der Oberfläche, in einem Hof von Protoplasma, welches in meinen Präparaten schon rosa gefärbt war, während der Dotter völlig ungefärbt blieb. Besonders deutlich sahen wir diese Trennung von Proto- und Deutoplasma vor der ersten Teilung des Eies, wo die Grenze von beiden sogar an der Oberfläche durch eine seichte Einschnürung angedeutet wird (Fig. 2), und während

der ersten Teilung (Fig. 3), wo diese Einschnürung noch deutlicher ist. Die Grenze zwischen Proto- und Deutoplasma ist oft eine so scharfe, dass es den Eindruck macht, alsob die Dottermasse mehr einen Anhang als einen Teil der Dotterzelle darstellt, eine Erscheinung, wie sie sich so besonders deutlich bei der Furchung des Teleosteereies beobachten lässt. Auch GROOM ('95) hat offenbar stark diesen Eindruck bekommen, wie aus seiner eigentümlichen, aber völlig zutreffenden Beschreibung der ersten Furchungsstadien am Cirripedienei hervorgeht. Er schreibt: „As the first blastomere becomes cut off from the yolk the nucleus divides and one daughter-nucleus passes into the yolk half, and soon emerges accompanied by protoplasm to form a second blastomere and generally situated close to the first. As this becomes cut off from the yolk it gives off into the yolk a nucleus, which, behaving similarly to the daughter-nucleus of the germinal vesicle, forms new protoplasm and emerges as a third blastomere. At each successive stage the yolk *is in communication with one merocyte or newly-forming blastomere*, and, this, before becoming shut off as a blastomere, gives off a single nucleus into the yolk."

Durch die scharfe Trennung von Proto- und Deutoplasma in der Dotterzelle benimmt sich der protoplasmatische Teil gleichsam als eine Zelle für sich und die Teilung geht ganz unabhängig vom Dotter vor sich. Schon in vorigen Arbeiten konnte ich darauf hinweisen (1914), dass, wenngleich der Dotter einen verzögernden Einfluss auf die Teilung ausübt, dieser Einfluss wieder teilweise aufgehoben zu werden scheint, falls die Teilung stark inäqual ist. Dass dennoch in dieser Weise nicht ohne Weiteres der verhältnismässig geringe Einfluss des Dotters bei *Balanus* erklärt wird, geht daraus hervor, dass schliesslich die Trennung von Proto- und Deutoplasma sich auch bei anderen Formen mehr oder weniger ausgeprägt beobachten lässt. Bei *Scolopos* wurde von mir bei der 1. Teilung und im Zweizellenstadium ebensogut an der Grenze beider Plasmabezirke an der Peripherie der Dotterzelle eine ähnliche seichte Einbuchtung beobachtet wie bei *Balanus*. Zweitens, und dieser Einwand fällt noch schwerer ins Gewicht, sehen

wir, dass, wenn später die Dotterzelle sich äqual teilt und somit auch der Dotter der Teilung unterliegt, der Einfluss des letzteren gar nicht merkbar grösser ist als bei den inäqualen Teilungen!

Es bleibt kaum ein anderer Weg übrig als anzunehmen, dass der Dotter selbst bei Crustaceen eine andere Beschaffenheit hat als bei anderen Tiergruppen. Davon ist nun offenbar wohl etwas wahr. Der Dotter lässt sich z. B. in Nelkenöl besonders schön aufhellen und durchsichtig machen und hat auch am lebenden Ei die eigentümliche stark lichtbrechende und durchsichtige Beschaffenheit, welche sich im Allgemeinen bei planktonischen Eiern, wie von *Sagitta*, Heteropoden, *Oikopleura*, Copepoden, Teleosteern, beobachten lässt. Dies hängt wohl damit zusammen, dass der Wassergehalt hier ein verhältnismässig hoher ist, um das spezifische Gewicht zu erniedrigen. Wahrscheinlich haben die Cirripedien diese eigentümliche Beschaffenheit des Plasmas und des Dotters noch von ihren planktonischen, Copepoden-ähnliche Vorfahren. Es wäre möglich, dass diese mehr wasserhaltige Konsistenz des Dotters einer Teilung weniger Widerstand entgegensetzt als der concentriertere und consistentere Dotter anderer Eier. Bei einer derartigen Vermutung muss es indessen bleiben.

Auch bei der Eifurchung von Copepoden, Cladoceren und Malakostraken mit totaler Furchung, welche, wie sich weiter unten zeigen wird, in mancher Hinsicht mit derjenigen der Cirripedien übereinstimmt, zeichnet sich immer eine Zelle besonders durch verzögerte Teilung aus, obgleich diese Zelle hier kaum oder nicht grösser als die übrigen, ja, bei den Cladoceren sogar kleiner ist. Auch in der Teilung der übrigen Zellen jedoch macht sich eine immer grösser werdende Phasendifferenz bemerkbar, sodass schliesslich jedesmal eine förmliche „Mitosenwelle" über die Oberfläche des Eies vom animalen Pole nach dem Blastoporus fortläuft. *Häcker* nannte dies die „Regel der zunehmenden Phasendifferenz", welche also auch für Cirripedien gilt und hier in den obigen Betrachtungen eine einfache Erklärung findet (Textfig. 1). Wahrscheinlich wird dieselbe Erklärung auch für die oben aufgezählten Formen gelten, obgleich der Dotterreichtum hier viel geringer

ist und es einigermassen befremdend bleibt, dass dennoch der verzögernde Einfluss des Dotters hier offenbar nicht bei *Balanus* und *Lepas* zurückbleibt. Überhaupt lässt sich, wie schon oben betont, der Einfluss des Dotters auf den Teilungsrhythmus bei Crustaceen nicht in völlig befriedigender Weise in Einklang bringen mit dem, was wir z. B. bei Würmern und Mollusken finden.

Im Zellenstammbaum habe ich, der Übersichtlichkeit wegen, angenommen, dass immer alle Zellen sich völlig gleichzeitig teilen.

Was die Grösse der nach einander abgeschnürten Mikromeren betrifft, so haben wir feststellen können, dass diese immer geringer wird, dass nämlich jede folgende Mikromere ungefähr halb so gross ist wie die vorhergehende und folglich gleich gross wie die Tochterzellen der letzteren. Dies hat also zur Folge, dass in einem gegebenen Ruhestadium sämtliche Mikromeren gleich gross sind, und wenn die in der Dotterzelle anwesende Quantität Protoplasma ebenfalls hiermit übereinstimmt, würde man die Furchung als eine völlig äquale auffassen können, mit der Ausnahme, dass an einer der Zellen ein grosser Dottersack befestigt ist, der bei den Teilungen dieser Zelle nicht mitgeteilt wird. Diese Auffassung hat vieles für sich und würde wahrscheinlich auch phylogenetische Bedeutung haben, insofern die Annahme auf der Hand liegt, dass ein dotterloses Ei mit äqualer Furchung der Ausgangspunkt war, woraus sich das Verhalten bei den Cirripedien entwickelt hat. Nachdem die Dotterzelle sich vier mal inäqual geteilt und dabei vier Mikromeren abgeschnürt hat, ist die 5. Teilung zum ersten Male eine äquale, wobei auch der Dotter mitgeteilt wird. Mitunter scheint die vordere Tochterzelle ein wenig grösser als die hintere, aber der Unterschied ist doch unbedeutend, wenn nicht überhaupt fiktiv. Bevor jedoch weitere Dotterfurchung folgt, findet zuerst noch einmal eine inäquale Teilung statt, wobei zwei kleine Zellen nach dem Blastoporus zu abgeschnürt werden. Die weiteren Teilungen der Dotterzelle sind äqual. Auch die Teilungen der Mikromeren sind ausnahmslos äqual, sodass auch nach der 6. Teilung noch immer alle Mikromeren gleich gross sein würden, falls nicht die beiden zuletzt von den Mikromeren abgeschnürten,

$d^{7.2}$ und $d^{7.4}$, sich durch ihre Kleinheit und die kleineren Kerne (Fig. 46, 47, 48) von den übrigen unterschieden. Im Zellenstammbaum habe ich die Dotterzelle(n) durch eine dickere Linie angedeutet. Wir können somit bei der Eifurchung drei Gruppen von Teilungen unterscheiden:

1° die inäqualen Teilungen der Dotterzelle(n), Abschnürung von Mikromeren, Verteilung von Proto- und Deutoplasma auf verschiedene Zellen,

2° die äqualen Teilungen der Mikromeren,

3° die äqualen Teilungen der Dotterzelle(n), welche auf die sub 1° genannten folgen und zur Bildung des Mitteldarmes führen.

Diese drei Kategorien sind auf die aufeinanderfolgenden Teilungen in folgender Weise verteilt:

1.	Teilung:	1°, 2°
2.	„	1°, 2°
3.	„	1°, 2°
4.	„	1°, 2°
5.	„	2°, 3°
6.	„	1°, 2°
7.	„	2°, 3°
nächste Teilungen:		2°, 3°

Die dritte Kategorie von Teilungen folgt also auf die erste. Zu welcher Gruppe die Abschnürung von $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$ zu rechnen ist, lässt sich nicht leicht entscheiden. Haben wir in diesen beiden Zellchen etwa rudimentäre Zellen im Sinne WILSON's (1898) zu erblicken, oder sind sie als ursprünglich den Entodermzellen gleichwertig zu betrachten, aber haben sie, als sie zu Mesoblastzellen wurden, ihren Dottergehalt verloren? Oder, was mir gar nicht unwahrscheinlich vorkommt, haben wir es so aufzufassen, dass 1° und 3° (s. oben) noch teilweise übereinandergreifen, so dass 1° noch nicht vollendet ist, wenn 3° schon angefangen hat? Die Frage wird uns auch bei der Besprechung der Keimblattbildung noch beschäftigen, ohne dass sich vorläufig, wo noch keine genügenden Beobachtungen an anderen Formen hierüber vorliegen, eine befriedigende Antwort geben liesse.

Wir wollen nunmehr die Richtung der Teilungen ins Auge fassen. Hierüber lassen sich nicht so einfache Regeln aufstellen wie sie für die Äqualität resp. Inäqualität gelten, wie sich oben gezeigt hat. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Furchung einen bilateral-symmetrischen Charakter hat. Es scheint jedoch nicht so ganz schwierig diesen bilateralen auf einen radiär-symmetrischen Typus zurückzuführen. Denn an erster Stelle ist es die Grösse der Dotterzelle, welche das bilaterale Gepräge bedingt. Sehen wir jedoch von diesem Faktor ab, welcher doch auch phylogenetisch wohl als eine Neuerwerbung zu betrachten ist, so zeigen die vier Quadranten in ihrem Furchungsmodus eine unverkennbare Übereinstimmung, worauf ich schon mehrmals hingewiesen habe. Besonders in den *a*-, *b*- und *c*-Quadranten tritt diese Übereinstimmung zutage und die Abweichungen des *d*-Quadranten sind vielleicht zum Teil auf den sekundär erworbenen Dottergehalt zurückzuführen. Denn hierdurch wird natürlich der Druck, den die Zellen gegenseitig auf einander ausüben, verändert, was wieder die Richtung der Teilungen beeinflussen kann. Auch geringere Abweichungen in den anderen Quadranten wären vielleicht hierauf zurückzuführen. Es lassen sich also Argumente dafür anführen, die Furchung der Cirripedien als ein „example of modified „quartet" cleavage", wie es MARK und CASTLE in ihrer Nachschrift zu BIGELOW's *Lepas*-Arbeit (1902) nennen, aufzufassen, eine Auffassung, welcher BIGELOW selbst, wie schon im Kapitel über die Nomenklatur erwähnt wurde, nicht beipflichtet. Damit würden die Cirripedien also mit Echinodermen, Würmern, Mollusken übereinstimmen, dass ihre Furchung sich auf einen Typus zurückführen lässt, wo die vier ersten Furchungszellen sich in übereinstimmender Weise weiterfurchen, obgleich Abweichungen von der radialen Symmetrie sich auch bei Würmern und Mollusken oft schon in den ersten Teilungsstadien beobachten lassen, indem die hinteren Zellen grösser sind als die vorderen. Auch darin stimmt die bilaterale Symmetrie der Cirripedienfurchung mit derjenigen gewisser Anneliden und Lamellibranchier, wo die *D*-Zelle sich durch ihre Grösse auszeichnet, überein, dass nicht,

wie bei der bilateral-symmetrischen Furchung der Tunicaten und des *Amphioxus*, von den vier ersten Zellen zwei die linke und zwei die rechte Hälfte des Embryo liefern, sondern dass eine als die vordere, eine als die hintere und zwei als seitliche Zellen zu betrachten sind, und dass es die hintere Zelle ist, welche sich durch ihre Grösse auszeichnet. Viel weiter geht aber die Übereinstimmung nicht. Denn während bei Anneliden und Mollusken jede der Blastomeren des Vierzellenstadiums Ekto-, Ento-, und, nach meinen Befunden an *Scoloplos*, auch Mesoblast enthält, und zwar, mit Ausnahme von $4d$, in völlig übereinstimmender Weise, ist der prospektive Wert der vier ersten Zellen bei Cirripedien ein ganz anderer. Der Entoblast ist hier auf die eine Zelle d (d^3) beschränkt, welche ausserdem Ecto- und Mesoblast enthält. Die drei anderen Zellen enthalten nur Ecto- und Mesoblast. Dies veranlasste BIGELOW (1902) denn auch dazu, eine Vergleichung mit den Anneliden in dieser Richtung zu verwerfen.

Dagegen wies BIGELOW auf eine Übereinstimmung mit den Anneliden und Mollusken in anderer Hinsicht hin. Bei den letzteren findet die Sonderung von Ekto- und Entoblast dadurch statt, dass von den vier ersten Zellen, welche wir Makromeren nennen können, in drei aufeinander folgenden (bei dotterreichen Eiern inäqualen) Teilungen drei Quartette von Ektomeren abgeschnürt werden, während bei der 4. Teilung der Coelomesoblast, der „primary mesoblast", entsteht. Bei Cirripedien findet die Sonderung von Ekto- und Entoblast ebenfalls durch drei aufeinander folgenden Teilungen statt, nämlich durch die drei ersten Teilungen des Eies, während bei der 4. Teilung eine Zelle von der Makromere abgeschnürt wird, welche nur Mesoblast liefert und welche eine gewisse Übereinstimmung mit der Mutterzelle der Teloblasten bei Würmern und Mollusken aufweist, so dass BIGELOW dazu neigt, sie dieser für vergleichbar zu achten. Doch ergibt sich hierbei die Schwierigkeit, dass „in one important respect there seems to be a wide difference between the cleavage of *Lepas* and that of annelids and mollusks; for in these latter groups there are three quartets of ectoblastic micromeres formed by as many successive

cleavages of four macromeres, whereas in *Lepas* there are not three quartets of cells but three cells formed in the same order of cleavage. In the annelids and mollusks the first segregation of ectoblast from entoblast is represented by the upper four cells (first quartet of micromeres) of the eight-cell stage, formed by the third cleavage, whereas in *Lepas* the first segregated ectoblast is one of the two cells formed by the first cleavage. Stated in other terms, in annelids and mollusks, unlike *Lepas*, the first and second cleavages are not directly concerned with the segregation of ectoblast from entoblast, but they divide the egg into a quartet of macromeres, each containing entoblast, from which in succession three quartets of ectoblastic micromeres are separated. In *Lepas* the segregation of ectoblast begins, as it were precociously, without the previous division of the entoblast into a quartet of cells. As a result of this there is in *Lepas* one entoblastic macromere instead of four, as in annelids and mollusks, and single micromeres appear to represent quartets. So far as the order of cleavage involved in the segregation of the primary germ-layers is concerned, the first micromere ($a\,b^2$) of *Lepas* apparently corresponds to the first quartet of ectoblastic micromeres seen in the eight-cell stage of such eggs as have four macromeres resulting from the quartet-forming (first and second) cleavages. The micromeres of *Lepas* are, then, according to this view, to be regarded as equivalent to quartets of micromeres, while the single yolk-macromere equals a quartet of macromeres." BIGELOW neigt also zu der Auffassung hin, dass die beiden ersten Furchungen der Anneliden und Mollusken bei Cirripedien wegfallen und dass die 1. Furchung der letzteren der 3. Furchung der ersteren entspricht. Dagegen betonen MARK und CASTLE in ihrer Nachschrift zu BIGELOW's Aufsatz, dass sie dieser Auffassung nicht beistimmen und glauben in der Eifurchung von *Lepas* „unmistakable evidences of quadrant symmetry" zu entdecken. Mir scheint, eine Entscheidung zwischen beiden Auffassungen kann die Betrachtung der Richtung der 1. Teilung bei den Cirripedien bringen. Entspricht hier die 1. Teilung der dritten der Anneliden

und Mollusken, so würde sie eine äquatoriale sein müssen und senkrecht zur Verbindungslinie der beiden Eipole stehen. Im zweiten Fall dagegen, wenn sie mit der 1. Teilung der Anneliden und Mollusken übereinstimmte, so müsste sie eine meridionale sein und in der üblichen Weise durch die Pole gehen. Letzteres aber ist, wie wir gesehen haben der Fall, die 1. Furchung geht durch die Stelle, wo das Polkörperchen den animalen Pol bezeichnet, und die Entscheidung fällt also zugunsten der von Mark und Castle vertretenen Auffassung.

Dies führt uns zu einer näheren Vergleichung des Stadiums 4 bei Cirripedien und Anneliden. Schon bei den Anneliden finden wir, dass die vier Zellen nicht genau in einer Ebene liegen, wie wir es z. B. bei Echiniden, Tunicaten oder *Amphioxus* sehen und wie es wohl als ursprünglichstes Verhalten zu betrachten ist. Schon im Vierzellenstadium macht sich der Einfluss der spiraligen Furchung darin bemerkbar, dass von je zwei Tochterzellen der vorhergehenden Teilung die linke (vom animalen Pole betrachtet) ein wenig höher liegt als die rechte. Die Teilung ist also eine läotrope, im Gegensatz zu der folgenden Teilung, wobei das 1. Ektomerenquartett abgeschnürt wird und welche dexiotrop ist. Dasselbe finden wir bei Mollusken, nur bei linksgewundenen Gastropoden ist die Furchung invers, die 2. Teilung ist dexiotrop, die 3. läotrop, u. s. w. Während wir bei Echiniden sagen können, dass die vier Zellen am animalen und am vegetativen Pole in einem Punkt zusammenstossen, tritt bei Würmern und Mollusken infolge der eigentümlichen Verlagerung der Zellen im Vierzellenstadium eine Brechungsfurche auf, welche am einen Pole senkrecht zu derjenigen am anderen Pole steht.

Dieses Verhalten finden wir nun in noch stärkerem Masse bei den Cirripedien, die vier Zellen liegen noch viel weniger in einer Ebene, die Spindeln der 2. Teilung bilden einen Winkel von fast 90° und die Brechungsfurchen im Stadium 4 sind sehr lang geworden. Die Brechungsfurche am animalen Pole bildet die Grenzlinie zwischen a^3 und c^3 (vgl. Fig. 5, 6, 7), diejenige am vegetativen Pole, welche also senkrecht darauf steht, zwischen b^3 und

d^3. An welcher Stelle haben wir nun genau die beiden Pole zu suchen: aus einem Punkt ist eine Linie geworden. Es wäre am einfachsten diese ganze Linie, die Brechungsfurche, jetzt als den Pol zu betrachten, nur hieran grenzen alle vier Zellen und in späteren Stadien bei den Anneliden die vier Zellen des 1. Quartetts, resp. die Makromeren. Gewöhnlich sehen wir sie hier während der Furchung allmählich kürzer werden und sich schliesslich wieder zu einem Punkt reduzieren. Wollten wir dennoch einen bestimmten Punkt für die Pole angeben, so wäre dieser am besten in der Mitte der Brechungsfurche anzunehmen. Wir finden jedoch das Polkörperchen bei *Balanus* immer am vorderen Ende der Brechungsfurche, an der Stelle, wo a^3, b^3 und c^3 einander berühren. Diesen Punkt müssen wir also als den animalen Pol betrachten, die Zelle d^3 ist gleichsam von a^3 und c^3 vom animalen Pole abgedrängt worden. Der animale Pol hat also den Anneliden gegenüber gleichsam eine kleine Verschiebung nach vorn erlitten. Etwas ähnliches finden wir nun auch am vegetativen Pole. Für die Lage dieses Poles haben wir kein so scharfes Kennzeichen, wie es das Polkörperchen für den animalen Pol bildet. Charakteristisch für den vegetativen Pol ist, dass hier der Dotter sich anhäuft und aus dem umliegenden Bezirk des Eies sich der Entoblast bildet. Aus den diesem Pole zugekehrten Enden der vier ersten Blastomeren bildet sich bei Anneliden und Mollusken das Entoderm. Bei *Balanus* jedoch enthält die hintere dieser vier Zellen allen Dotter und alles Entoderm und zwar auch hier vornehmlich in demjenigen Abschnitt, welcher der Berührungslinie mit b^3 zugekehrt ist, welche dem früheren vegetativen Pol entspricht. Wir müssen jetzt jedoch annehmen, dass der vegetative Pol ein wenig hinter dieser Brechungslinie, auf der Oberfläche der Dotterzelle liegt. Auch hier also eine kleine Verschiebung des Poles, jetzt nach hinten. Es kommt also darauf hinaus, dass die Eiachse eine kleine Rotation gemacht hat, dass ihr oberes Ende ein wenig nach vorn, ihr unteres Ende ein wenig nach hinten gewandert ist. Hiermit hängt also vielleicht zusammen, dass in den drei vorderen Zellen keine Entoblastanlage mehr anwesend ist.

Die auffallendste Übereinstimmung des Vierzellenstadiums bei *Balanus* mit demjenigen vieler Anneliden und Lamellibranchier ist wohl die Grösse der hinteren, der *d*-Zelle. Dennoch muss als das wahrscheinlichste betrachtet werden, dass diese Erscheinung in beiden Fällen unabhängig von einander aufgetreten ist. Denn bei *Lepas* und Balaniden mit kleineren Eiern finden wir den Dottergehalt der *d*-Zelle schon bedeutend geringer und infolgedessen die ersten Teilungen viel weniger inäqual. Bei Copepoden ist die Furchung völlig äqual (Grobben, 1881, Häcker, 1897). Weil dies ohne Zweifel als das ursprünglichste Verhalten aufzufassen ist, werden wir, wenn wir das Vierzellenstadium bei Entomostraken aus demjenigen der Anneliden ableiten wollen, von der ebenfalls äqualen Furchung sehr dotterarmer Annelideneier ausgehen müssen, wo ebenfalls *d* sich seiner Grösse nach nicht von *a*, *b* und *c* unterscheidet. Von diesem Ausgangspunkt würden sich dann die Annelideneier, sowohl als die Cirrepedieneier mit grösserer *d*-Zelle ableiten lassen, wobei die Konvergenz im Auftreten der letzteren wohl in beiden Fällen als die Folge einer bestimmten inneren Disposition des Eies zu betrachten wäre.

Schon im Vierzellenstadium ist die bilaterale Symmetrie zu Stande gekommen, wir können eine vordere, eine hintere und zwei seitlichen Zellen unterscheiden. Die beiden seitlichen Zellen, a^3 und c^3, haben jedoch keinen bilateral-symmetrischen Ursprung, die eine ist die Tochterzelle der 1. Mikromere, die andere die 2. Mikromere selbst. Dies hat zur Folge, dass auch bei der weiteren Teilung die bilaterale Symmetrie keine vollkommene ist. Erstens teilt sich die 2. Mikromere bezw. ihre Nachkommen immer ein klein wenig später als die Nachkommen der anderen seitlichen Zelle, was, wie wir sahen, darauf zurückzuführen ist, dass sie auch ein klein wenig später entstanden ist als letztere. Zweitens lassen sich in folgenden Furchungsstadien auch in der Lage der Blastomeren Abweichungen von der bilateralen Symmetrie beobachten, welche besonders bei der Torsion, welche infolge der ersten äqualen Teilung der Dotterzelle auftritt, sehr beträchtlich und auffallend werden. Man vergleiche hierzu das vorige Kapitel

S. 450). Was dabei jedoch sehr bemerkenswert ist, ist der Umstand, dass diese Abweichungen in zwei Richtungen erfolgen können, nämlich spiegelbildlich zueinander, d. h. sie verhalten sich so zu einander wie die Furchung rechts- und linksgewundener Gastropoden. Schon im Vierzellenstadium lässt sich dieser Unterschied beobachten. Bei den bis jetzt daraufhin untersuchten Anneliden und bei rechtsgewundenen Gastropoden ist die 2. Eifurchung als läotrop zu betrachten, indem, vom animalen Pole aus gesehen, die linke Tochterzelle ein wenig höher liegt als die rechte. Dasselbe gilt nun auch für die Mehrzahl der *Balanus*-Eier (Fig. 6, 7). Hier ist also bei der Betrachtung des Eies vom animalen Pole aus die rechte seitliche Zelle die 2. Mikromere. Bei anderen Eiern jedoch verhält sich die Sache genau umgekehrt, hier ist die 2. Teilung dexiotrop und die linke seitliche Zelle ist infolgedessen die 2. Mikromere. Zu diesem Typus gehörte z. B. das Ei der Fig. 5. Hier muss also, wie das auch bei invers sich furchenden Gastropodeneiern der Brauch ist, die Bezeichnung der Zellen mit *a*, *b*, *c* und *d* in umgekehrter Reihenfolge, also, vom animalen Pole aus betrachtet, in der umgekehrten Richtung des Uhrzeigers erfolgen. Mit anderen Worten: die Buchstaben *a* und *c* sind in diesen invers sich furchenden Eiern mit einander zu vertauschen. Nun wage ich es nicht zu behaupten, dass ich mich hieran in meinen Figuren der späteren Furchungsstadien immer gleich streng gehalten habe. Es ist nämlich oft nicht leicht zu entscheiden, zu welchem Typus ein Ei gehört, zum normalen oder zum inversen, auch wenn die Asymmetrie ganz deutlich ist. Als Beispiel sei die Fig. 9 genannt. Die Asymmetrie ist hier ziemlich deutlich, der Kern von $d^{1.1}$ liegt für den Leser ein wenig nach rechts, nicht genau median. Nun fand ich im vorhergehenden Stadium (Fig. 7, 8), dass die Spindel der Dotterzelle ebenfalls sehr asymmetrisch liegt, und zwar immer auf der entgegengesetzten Seite als die Mikromere *c*, welche in ihrer Teilung *a* und *b* gegenüber immer ein wenig zurückbleibt. Dies macht es nun nicht unwahrscheinlich, dass in Fig. 9 *a* und *c* miteinander zu vertauschen sind und dass das Ei zum inversen Typus gehört. Aber es bleibt doch bei einer

Vermutung und die Entscheidung ist oft so schwierig, dass ein spezielles Studium der auf einander folgenden Bilder in beiden Furchungstypen nötig wäre, um sie immer auseinander zu halten.

Wenngleich sich also nicht immer bestimmen lässt, ob ein Ei die normale oder die inverse Furchung aufweist, von einander unterscheiden lassen sich beide Typen in einem beliebigen Stadium gewöhnlich ganz leicht, so dass sich das Zahlenverhältnis beider in verschiedenen Stadien einigermassen feststellen liess. Gewöhnlich fand ich, dass der eine Typus ungefähr zweimal so häufig war als der andere. Im vierzelligen Stadium war das derjenige Typus, wobei die 2. Teilung läotrop ist, was also auch der normale Typus bei rechtsgewundenen Gastropoden und bei Anneliden ist. Weitaus die Mehrzahl der Gastropoden ist rechtsgewunden, nur wenige Arten sind typisch linksgewunden. Daneben giebt es unter den rechtsgewundenen Arten auch sehr seltene individuelle Abweichungen, wo die Windungsrichtung links ist. Vielleicht würde es, falls man sich die Mühe geben wollte, eine sehr grosse Zahl von Annelideneiern zu durchmustern, gelingen, auch hierunter einige mit inverser Furchung aufzufinden.

Als ein Fall inverser Furchung, der mit einer entsprechenden Asymmetrie des ausgewachsenen Tieres zusammenhängt, lässt sich auch Zur Strassen's (1896) Untersuchung an *Ascaris megalocephala* erwähnen. Zur Strassen fand, dass auf 30—40 reguläre Eier ein inverses kommt, und dass auch im ausgebildeten Tier ungefähr im selben Verhältnis eine inverse Varietät, bedingt durch die Verlagerung der unpaaren, sonst links gelegenen Exkretionskanalzelle, zu finden ist. Hier ist die Inversion also verhältnismässig häufig.

Bei Plattfischen finden wir für die Asymmetrie ähnliche Verhältnisse wie bei den Gastropoden. Gewisse Arten und Genera, wie *Hippoglossus*, *Pleuronectes*, *Solea*, haben die Augen auf der rechten Seite, andere, wie *Psetta*, *Arnoglossus*, *Cynoglossus*, auf der linken. Ausnahmen kommen auch hier mehr oder weniger selten vor. Für *Psettodes*, unter allen Schollen am wenigsten asymmetrisch umgebildet, wird angegeben, dass die Augen das

eine mal auf der linken, das andere mal auf der rechten Seite liegen.

Sehr selten ist der Situs inversus viscerum bei Säugetieren, z. B. auch beim Menschen, wobei das Herz mit dem Aortenbogen rechts und der Pylorusteil des Magens links zu liegen kommt.

Gewöhnlich finden wir also, dass von den beiden Möglichkeiten die eine den normalen Fall darstellt, die andere selten, oft sehr, in anderen Fällen weniger selten ist, während bei *Psettodes* beide ungefähr gleich häufig vorzukommen scheinen. Bei *Balanus balanoides* ist das Verhältnis ungefähr 2 : 1. Wir werden bei diesen Erscheinungen unwillkürlich erinnert an die Elektion, welche gewisse Pilze und Bakterien auf die sogenannten racemischen Verbindungen ausüben, wie z. B. *Penicillium glaucum* aus einem Gemisch von Links- und Rechtsweinsäure die letztere verzehrt, während die erstere übrigbleibt. Das sog. „Linksbakterium" dagegen bevorzugt Linksweinsäure, und andere Pilze und Bakterien verzehren beide und führen keine Spaltung der Traubensäure herbei. Offenbar enthält das Protoplasma ebenfalls racemische Verbindungen, auch Eiweiss dreht ja die Polarisationsebene nach links. Es wäre vielleicht interessant in dieser Hinsicht einmal Eiweiss aus einer rechts- und einer linksgewundenen Schnecke zu vergleichen.

Obgleich von Bigelow bei *Lepas* Erscheinungen einer ähnlichen Asymmetrie, sei es auch weniger ausgeprägt, wie bei *Balanus* beobachtet wurden, wird von ihm doch nichts über Inversion gesagt. Die 2. Furchung beschreibt er einfach als läotrop. Dagegen wurde etwas ähnliches von Taube (1909) bei der Furchung von Euphausiden, welche in ihrer Entwicklung ja ebenfalls das Naupliusstadium durchlaufen, beobachtet. Die Unterschiede, welche die weiter vorgeschrittenen Furchungsstadien in Eiern von beiden Typen mit einander aufweisen, sind hier nur sehr geringfügig, und ein scharfes Auge war dazu nötig, sie zu entdecken. Auch hier lassen sich beide Typen schon im Stadium 4 unterscheiden, obgleich die Grössenunterschiede der vier Blastomeren nur gering sind. Taube macht keine Angaben über das Zahlenverhältnis

beider Typen, offenbar ist die Inversion nicht selten. Er spricht die Vermutung aus „dass die inverse Entwicklung auch nach der andern Richtung, d. h. bis zum ausgewachsenen Tiere hin sich weiter verfolgen lassen und hier wahrscheinlich in irgend welchen, wenn auch geringfügigen, rechts oder links auftretenden Asymmetrien ihren Ausdruck finden wird."

Schliesslich sei erwähnt, dass KUHN (1913) bei der Cladocere *Polyphemus* im vierzelligen Stadium ebenfalls zwei Konfigurationen findet, von denen die eine das Spiegelbild der anderen ist, ohne dass hier Zahlenverhältnisse gegeben werden.

Soweit über das Stadium 4. Betrachten wir nun die Richtung und Art der folgenden Teilungen, so zeigt sich nur geringe Übereinstimmung mit dem spiraligen Furchungstypus. Erstens ist von spiraligen Teilungen nicht die Rede, es gibt nur meridionale und äquatoriale. Während beim spiraligen Furchungstypus jetzt in drei aufeinanderfolgenden Teilungen, wobei drei Ektomerenquartette abgeschnürt werden, die Sonderung von Ecto- und Entoblast stattfindet, ist diese Sonderung, welche übrigens im Viererstadium hier schon weit vorgeschritten ist, bei Cirripedien nach zwei weiteren Teilungen vollendet, eigentlich schon nach einer, denn die 4. Mikromere liefert nur Mesoblast. Weil ich mir letzteren jedoch, jedenfalls soweit es diesen Teil betrifft, aus dem Ektoderm hervorgegangen denke, betrachte ich die 4. Mikromere vorläufig auch als zum Ektoderm gehörig (s. das Kapitel über Keimblattbildung). Von der Abschnürung dreier Mikromerenquartette ist hier also nicht die Rede, höchstens lässt sich noch die nächste, die 3. Teilung, welche zum Stadium 8 führt, mit der Abschnürung eines Quartetts nach dem animalen Pole zu vergleichen. Die Zellen dieses Quartetts sind dann $a^{1.2}$-$d^{1.2}$ (Fig. 9), welche zwar nicht alle am jetzigen animalen Pole liegen, aber doch wohl um die Brechungsfurche, die Grenzlinie zwischen $a^{1.2}$ und $c^{1.2}$, welche wir oben mit dem animalen Pole des Annelideneies verglichen haben. Alle vier Teilungen sind äquatorial, von läo- oder dexiotrop können wir nicht sprechen. Die Lage der Zellen im Stadium 8 lässt sich durch das folgende

Schema angeben (Fig. 2), welches eine Kugel mit zwei Meridianen darstellt, worauf mit kleinen Kreisen die acht Zellen angegeben sind,

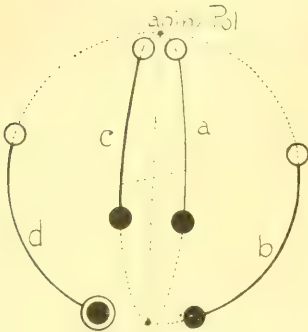


Fig. 2. Schema der 3. Teilung, das Ei von der Seite gesehen.

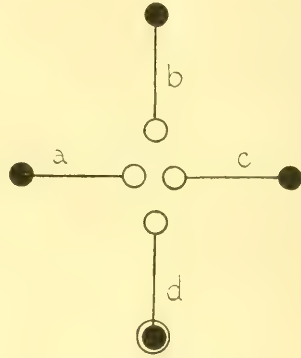


Fig. 3. Schema der 3. Teilung, vom animalen Pole gesehen.

und zwar mit weissen die vier Zellen am animalen Pole, das eben abgeschnürte „Quartett", mit schwarzen die vier am vegetativen Pole, wobei die Dotterzelle noch durch einen Extra-Ring angedeutet ist. Je zwei durch eine Linie verbundene Zellen sind Schwesterzellen. Von den vier Paar Schwesterzellen liegen zwei etwas höher, mehr nach dem animalen Pol zu, zwei etwas tiefer, infolge der Läotropie der vorigen Teilung. Das eine Paar stösst am animalen Pole zusammen (*a* und *c*), das andere am vegetativen (*b* und *d*). Das Ei ist also hier als von der Seite betrachtet gedacht.

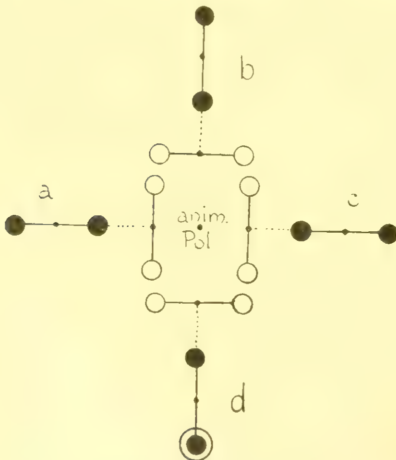


Fig. 4. Schema der 4. Teilung, vom animalen Pole gesehen.

Denken wir uns das Ei vom animalen Pole aus betrachtet, so können wir die 3. Teilung, welche ja in allen Zellen äquatorial verläuft, in einem Schema wie der Textfig. 3 darstellen, wobei der Kreis mit dem Ring wieder die Dotterzelle darstellt.

Die 4. Teilung wird dann durch die Textfig. 4 dargestellt: in den vier am animalen Pole gelegenen Zellen ist die Teilung jetzt meridional, in den vier am vegetativen Pole äquatorial, obgleich letzteres in den beiden seitlichen, $a^{4.1}$ und $c^{4.1}$, weniger deutlich ist, und man hier schliesslich auch die Meinung vertreten könnte, dass diese Furchung hier meridional ist. Eigentlich hält sie zwischen beiden die Mitte, aber weil die Nachkommen der *a*-, *b*- und *c*-Zelle später eine so übereinstimmende Konfiguration aufweisen, glaube ich auch in der 3. Teilung Übereinstimmung

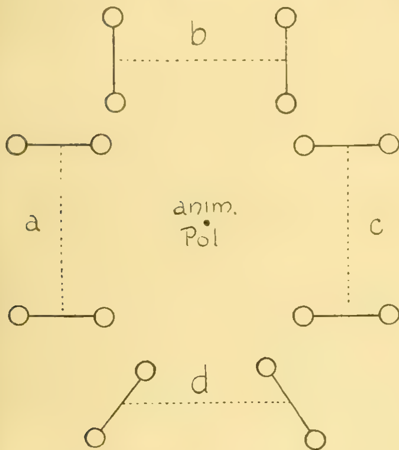


Fig. 5. Schema der 5. Teilung, obere Eihälfte, vom animalen Pole gesehen.

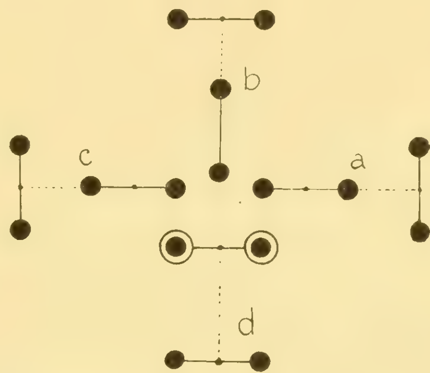


Fig. 6. Schema der 5. Teilung, untere Eihälfte, vom vegetativen Pole gesehen.

annehmen zu müssen, und die Teilung von $a^{4.1}$ und $c^{4.1}$ ebenso wie diejenige von $b^{4.1}$ als äquatorial betrachten zu müssen. Wollten wir den Vergleich mit der Annelidenfurchung fortsetzen, so wären $a^{5.1}$—$c^{5.1}$ nebst $d^{5.2}$ als ein zweites Mikromerenquartett zu betrachten.

Die 5. Teilung habe ich in Textfig. 5 und 6 dargestellt. In Fig. 5 sind die Teilungen der animalen Hälfte, in Fig. 6 diejenigen der vegetativen Hälfte, und zwar vom vegetativen Pole aus betrachtet, angegeben. In der animalen Hälfte sind alle Teilungen äquatorial, mit Ausnahme der *d*-Zellen, woselbst sie eher als meridional zu bezeichnen wären, obgleich doch auch etwas für die andere Auffassung spricht, wie ich im vorigen Kapitel dargetan habe. Im Schema habe ich daher die Frage unentschieden gelassen.

Von den acht Zellen der vegetativen Hälfte teilen sich die vier oberen (im Schema die vier äusseren) meridional, die vier unteren äquatorial, mit Ausnahme jedoch der Dotterzelle, welche sich jetzt zum ersten Mal äqual und zwar meridional teilt. Auf die Übereinstimmung, welche die Richtung der Teilungen bei *Balanus* mit derjenigen bei Echiniden aufweist, wurde schon im vorigen Kapitel hingewiesen. Doch ist diese Übereinstimmung kaum anders als zufällig zu betrachten.

Die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen an anderen Crustaceen mit totaler Eifurchung weisen darauf hin, dass die Richtung der Teilungen bei verschiedenen Gruppen gewisse Variationen aufweisen kann. Völlige Übereinstimmung lässt sich nach der 3. Furchung gewöhnlich nicht mehr konstatieren. Das ursprünglichste Verhalten finden wir wohl da, wo bei der 4. Teilung sämtliche Spindeln senkrecht zu denjenigen der vorhergehenden Teilung stehen, also äquatorial, wie wir es bei dotterarmen Eiern oft antreffen (Copepoden, Euphausiden). Abweichungen hängen wohl hauptsächlich mit der Grösse der Dotterzelle zusammen, welche sehr verschieden sein kann. Diese unterscheidet sich z. B. bei *Polyphemus* bei der 4. Teilung denn auch zuerst von den übrigen Zellen, indem sie allein sich äquatorial teilt.

Innerhalb der Cirripedien scheint der geschilderte Typus ebenso fixiert zu sein, wie z. B. die spiralige Furchung bei Anneliden und Mollusken. Denn die Übereinstimmung zwischen *Balanus* und *Lepas* ist, obgleich die von mir untersuchte Art beträchtlich dotterreicher war, nach BIGELOW's Schilderung zu urteilen eine fast vollkommene, so dass es mir am besten schien, schon im vorigen Kapitel die Teilungsprozesse und -bilder beider mit einander zu vergleichen. Obgleich, wie erwähnt, bei meinem *Balanus* eine grössere Dottermasse zu bewältigen war als bei BIGELOW's *Lepas*, so findet doch die Vollendung der Gastrulation bei beiden im selben Stadium statt. Dagegen ist auf diesen Dotterreichtum wohl zurückzuführen, dass die vorübergehenden Störungen der bilateralen Symmetrie, namentlich bei der Dotterteilung, bei meiner Form ausgeprägter zu sein schienen als bei BIGELOW's *Lepas*.

Was wir über die Eifurchung der Copepoden wissen, ist noch recht dürftig. An erster Stelle gebe ich hier einige Abbildungen von Furchungsstadien des Plankton-Copepoden *Pseudocalanus elongatus*, nach eigenen Beobachtungen.

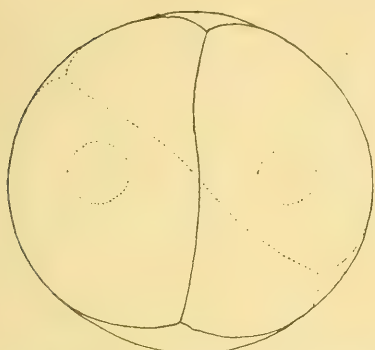


Fig. 7. Ei von *Pseudocalanus elongatus* im Vierzellenstadium.

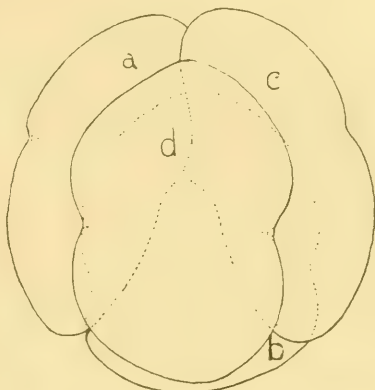


Fig. 8. Ei von *Pseudocalanus elongatus* während der 3. Teilung.

Das Stadium 4 zeigt, dass die vier ersten, hier gleich grossen, Blastomeren nicht in einer Ebene liegen, sondern dass auch hier die 2. Teilung ausgeprägt läo- oder dexiotrop gewesen sein muss. Eine Brechungsfurche ist denn auch an beiden Polen vorhanden. Auch die 3. Teilung stimmt, wie die Textfig. 8 zeigt, mit derjenigen bei *Balanus* überein und entspricht völlig dem Schema der Textfig. 2. Eier in der 4. Teilung sind mir noch nicht zu Gesicht gekommen, das Stadium 16 schien mir jedoch nur dadurch vom Stadium 8 ableitbar zu sein, dass die 4. Teilung in allen Zellen senkrecht zur vorherigen stattfindet, und das Stadium 32 vom Stadium 16 nur dadurch, dass die 5. Teilung in sämtlichen Zellen wieder senkrecht zur 4. erfolgt. Hierin würde *Pseudocalanus* also von den Cirripedien abweichen, wir werden aber weiter unten bei einer anderen Form mit äqualer Furchung Ähnliches antreffen. Es muss auch konstatiert werden, dass dieser Typus als der einfachste und rationelleste zu betrachten ist, indem dadurch die regelmässigste Verteilung der Furchungskugeln über die Oberfläche des Eies bewirkt wird. Die Abweichungen

bei den Cirripedien sind vielleicht aus dem Einfluss der grossen Dotterzelle auf die Lage der Mikromeren zu erklären.

Nach GROBBEN (1881) wäre die 2. Furchung bei *Cetochilus septentrionalis* äquatorial und die 2. Teilungsfurche geht folglich nicht durch den animalen Pol, wo das 2. Richtungskörperchen liegt. Ein Verhalten wie dies ist, glaube ich, noch bei der Eifurchung keiner anderen Form beobachtet worden. Ist die Annahme gewagt, dass bei demjenigen Ei, nach welchem er seine Figuren des 2-, 4- und 8-zelligen Stadiums angefertigt hat, — er studierte lebende Eier, so dass alle diese Bilder nach demselben Ei angefertigt sein können, welches sich denn auch immer in genau derselben Lage befindet — das Richtungskörperchen verschoben war? In diesem Fall würde nämlich sein Stadium 8 genau dem von mir bei *Pseudocalanus* beobachteten und auch der Textfig. 1 entsprechen. Auch hier steht dann die 4. und 5. Furchung in sämtlichen Zellen senkrecht zur vorhergehenden. Die Furchung ist eine äquale, aber im Stadium 32 fällt eine Zelle durch etwas grössere Gestalt und grösseren Dottergehalt auf, welche GROBBEN als die „centrale Entodermzelle" bezeichnet. Sie entsteht durch inäquale Teilung einer der Blastomeren des vorhergehenden Stadiums, so dass ihre Schwesterzelle gerade etwas kleiner als die übrigen Zellen ist. Die zentrale Entodermzelle wird bei der nächsten Teilung in zwei gleich grosse „zentrale Entodermzellen" zerlegt, welche jedoch nicht, wie die Dotterzellen bei Cirripedien, die ganze Anlage des Entoderms darstellen, sondern nur den zentralen Teil desselben, wie im nächsten Kapitel weiter dargelegt werden wird.

Über Eifurchung und Keimblattbildung bei Cyclopiden machen URBANOWITSCH (1893) und HÄCKER (1896, '97) Angaben, von denen wir jetzt nur diejenigen HÄCKER's berücksichtigen wollen. Dieser Autor studierte die Furchung fast ausschliesslich an Schnitten. Die Furchung ist äqual, vom Anfang an unterscheidet sich jedoch eine der Furchungszellen durch eine ein wenig verlangsamte Teilung, was bei fortschreitender Entwicklung immer deutlicher wird, und weiter dadurch, dass bei ihren Teilungen

in einer der Attraktionssphären der Spindel sich eine gewisse Art von Körnchen beobachten lässt, weshalb HÄCKER diejenige der Tochterzellen, welcher die Körnchen zufallen, als Körnchenzelle bezeichnet. Dies weckt bei uns sofort die Vermutung, dass wir es hier mit einer freilich nicht sehr dotterreichen Dotterzelle zu tun haben, worauf auch die verlangsamte Teilung, welche ganz zu dem, was wir bei Cirripedien beobachten, stimmt, ohne weiteres zurückzuführen wäre. Und in dieser Vermutung werden wir dadurch bestärkt, das HÄCKER angiebt, dass bei der 5. Teilung die Körnchenzelle, bis jetzt in der Einzahl vorhanden, sich in zwei Körnchenzellen teilt, genau so wie die Dotterzelle bei Cirripedien sich bei der 5. Teilung in zwei Dotterzellen zerlegt. Bis zum Stadium 32 ist also die Übereinstimmung mit den Cirripedien, soweit es die Tatsachen betrifft, unverkennbar. Nur ist die Deutung, welche HÄCKER diesen Tatsachen giebt, ein wenig anders, indem er glaubt, beim Verfolgen des Schicksals der Körnchenzelle die Keimbahn von *Cyclops* vor sich zu haben, und diesem Umstand das abweichende Verhalten derselben zuschreibt. So soll auch das weitere Schicksal der beiden Körnchenzellen des Stadiums 32 ein verschiedenes sein von dem, was wir bei Cirripedien festgestellt haben, indem nur die eine die Ur-Entodermzelle, die andere die „Stammzelle" der Urgenitalzellen darstellt. Es braucht jedoch wohl nicht betont zu werden, wie schwierig es ist, allein an Schnitten das weitere Schicksal der einzelnen Zellen, deren Zahl immer grösser wird, zu verfolgen. Schon in dem bisjetzt von uns verfolgten Teil seiner Schilderung, also bis zum Stadium 32, musste er oft zu Annahmen greifen um den Anschluss an vorhergehende Stadien zu finden und wenn HÄCKER am Ende seiner Arbeit meint: „es mag vielleicht der gewonnene Boden etwas unsicher erscheinen", so scheint mir das nicht bloss für die Hypothesen, sondern mehr noch für die Angaben über die „Keimbahn" überhaupt zu gelten. Die Untersuchungen HÄCKER's an Copepoden wurden von seinem Schüler AMMA (1911) an einer grösseren Zahl von Arten, zu vier Genera (*Cyclops*, *Diaptomus*, *Canthocamptus*, *Heterocope*) gehörig, weitergeführt. Auch hier

wurde regelmässig die Körnchenzelle beobachtet, welche sich durch verspätete Teilung und die Anwesenheit der Körnchen von den übrigen Blastomeren unterscheidet. AMMA erbringt den Beweis, dass die Körnchenzelle jeder folgenden Zellgeneration wirklich derjenigen der vorigen entstammt, worüber HÄCKER keine Gewissheit erlangt hatte. (In seiner Arbeit von 1903 vertritt er sogar die entgegengesetzte Ansicht: dass es jeweils die körnchenfreie Schwesterzelle ist, welche die Körnchenzelle der nächsten Generation liefert.) Bei einer der untersuchten Arten liessen sich die Körnchen nicht nur während der Teilung in der einen Attraktionssphäre, sondern schon vor dem Anfang der 1. Teilung, auf der einen Seite des Eies angehäuft, beobachten, was den Vergleich mit einem telolecithalen Eie mit wenig Dotter besonders nahe legt. Auch AMMA findet wieder, dass nach einander vier körnchenfreie Zellen abgeschnürt werden und dass beim 5. Teilungsschritt die Körnchenzelle in zwei Körnchenzellen zerlegt wird. Nach ihm stellt die zuletzt abgeschnürte körnchenfreie Zelle, die 4. also, welche m. E. wahrscheinlich der Zelle $d^{5.2}$ bei *Balanus* und *Lepas* entspricht, die Urentodermzelle dar, während die Körnchenzelle selbst, welche in Teilungsgeschwindigkeit am meisten gegenüber den übrigen Zellen zurückbleibt, die Stammzelle der Urgenitalzelle ist. Die beiden Körnchenzellen, welche daraus bei der nächsten Teilung hervorgehen, stellen die Urgenitalzellen dar, welche sich nicht weiter teilen, sondern das ganze Nauplius- und Larvenstadium überdauern bis zu dem Zeitpunkte, wo aus ihnen durch Teilung die Gonadenanlage hervorgeht. Erst der 9. Teilungsschritt hat die Gastrulation zur Folge.

Bei einigen Arten fand AMMA, dass die Sonderung von Urentoderm- und Urgenitalmutterzelle erst beim 5. Teilungsschritt stattfindet, so auch bei der von HÄCKER untersuchten *Cyclops viridis*. Auch FUCHS (1913), der abermals dieselbe Art untersuchte, bestätigt in dieser und auch in den meisten anderen Hinsichten die Angaben HÄCKER's; er bezeichnet ebenfalls die beiden Nachkommen der Körnchenzelle nach der 5. Teilung als Urentoderm-

und Urkeimzelle, ohne dass er jedoch offenbar die Entwicklung weiter als bis zur Gastrulation verfolgt hat.

Hiervon abgesehen finden wir also auch hier wieder auffallende Übereinstimmung mit Cirripedien in den Tatsachen, nur eine verschiedene Deutung des Schicksals der in ihrem Verhalten bei beiden Gruppen so sehr übereinstimmenden Zellen. Bedenken wir, dass bei Copepoden weder von Häcker noch von Amma oder Fuchs dieses weitere Schicksal so einwandsfrei festgestellt werden konnte als bei Cirripedien und dass ihre Angaben denn auch in mancher Hinsicht nicht miteinander übereinstimmen, dann wird die Vermutung nahe gelegt, dass auch in dieser Hinsicht die Übereinstimmung zwischen beiden Gruppen grösser sein wird als sich aus den oben erwähnten Untersuchungen entnehmen lässt.

Wie die Eier der Cirripedien sich von denjenigen der Copepoden durch grösseren Dotterreichtum unterscheiden, so übertreffen die Eier mancher parasitischen Copepoden diejenigen der Cirripedien wieder an Dotterreichtum, so bei der von Pedaschenko (1893) studierten *Lernaea branchialis* und bei *Laemargus muricatus*, *Pandarus sinuatus* und einem Dichelestiden, welche von Mc. Clendon (1907) untersucht wurden. Hier ist die erste Teilung noch beträchtlich stärker inäqual als bei *Balanus balanoides*, es findet aber in derselben Weise wie bei Cirripedien eine Abschnürung mehrerer Mikromeren statt, deren Zahl sich nach Pedaschenko bei *Lernaea* ebenfalls auf vier, nach Mc. Clendon bei dem von ihm studierten Dichelestiden auf fünf belaufen soll. Doch sind Mc. Clendon's Schilderung des Furchungsvorganges und die dazu gehörigen Abbildungen nicht so ausführlich, dass mir die Möglichkeit völlig ausgeschlossen zu sein scheint, dass auch hier die letzte inäquale Teilung der Dotterzelle die vierte ist, welche, wegen der durch den Dotter bewirkten Verzögerung der Teilungen dieser Zelle, ganz gut mit der 5. Teilung der Mikromeren zusammenfallen könnte. Zu der Annahme dieser Möglichkeit werde ich geführt 1° durch die unverkennbare Übereinstimmung, welche die frühesten Entwicklungsvorgänge hier auch übrigens mit denjenigen der Cirripedien aufweisen (s. Kapitel

VII), obgleich die Eier eine ganz andere Gestalt haben, indem sie in den Eiersäckchen gegen einander abgeplattet sind und, wenn sie darin nur in einer Reihe angeordnet sind, sogar scheibenförmig sein können, wie bei *Lernaea*, 2° durch den Umstand, dass die Vierzahl der Mikromeren nicht nur bei verschiedenen Gruppen von Entomostraca, sondern auch bei einigen Malacostraca mit Naupliusentwicklung, so z. B. bei den Euphausiden, gefunden wurde. Bevor wir zur Besprechung dieser letzten Gruppe schreiten, seien hier jedoch noch die Befunde GROBBEN's (1879) und besonders KÜHN's (1913) an Cladoceren erwähnt, wonach auch hier die Sonderung von Ecto- und Entoderm unverkennbare Übereinstimmung mit den nämlichen Vorgängen bei Cirripedien aufweist. So schildert KÜHN für *Polyphemus* eine ziemlich äquale Furchung, wobei sich auch hier wieder eine Zelle, von KÜHN als „Keimbahnzelle" gedeutet, in verschiedenen Hinsichten von den übrigen unterscheidet. Sie enthält nämlich die Reste einer Nährzelle, welche während der Eireifung in das Ei gelangt ist, bleibt in Teilungsgeschwindigkeit hinten den übrigen Zellen zurück und unterscheidet sich von diesen bald auch durch abweichende Teilungsrichtung. Die 4. Teilung verläuft z. B. in allen übrigen Zellen meridional (senkrecht zur vorhergehenden), in der „Keimbahnzelle" jedoch äquatorial. Sie ist nicht, wie man von einer Entoderm enthaltenden Zelle erwarten sollte, etwas grösser, sondern im Gegenteile etwas kleiner als die übrigen Zellen. Bei der 4. Teilung, welche in dieser Zelle äquatorial verläuft, wird der Nährzellenrest der dem unteren Pole anliegenden Tochterzelle zugeteilt. Offenbar lässt sich diese Zelle mit der Dotterzelle $d^{5.1}$ bei *Balanus* und *Lepas* vergleichen, während die andere Tochterzelle dann der Mikromere $d^{5.2}$ entsprechen würde. Nach KÜHN jedoch stellt die äquatoriale Tochterzelle die Urentodermzelle, die am Pol gelegene, mit dem Nährzellenkern versehene die Urkeimzelle dar. Beide bleiben bei der weiteren Furchung in Teilungsgeschwindigkeit hinter den übrigen Zellen zurück, am meisten jedoch die Urkeimzelle, worin sie also wieder mit der Dotterzelle bei Cirripedien übereinstimmt. Auch unter den Ektodermzellen

wird bei späteren Teilungen die Phasendifferenz grösser, so dass sich auch hier eine „Mitosenwelle" beobachten lässt, welche vom animalen Pole über die Eioberfläche nach dem vegetativen Pole zu fortschreitet.

Die Gastrulation findet erst während des 9. Teilungsschrittes statt, die Zahl der Urkeimzellen (welche ich für die Entodermzellen zu halten geneigt bin) beträgt dann 8, diejenige der Entodermzellen (von welchen ich zu vermuten wage, dass sie Mesodermzellen darstellen und den Nachkommen meiner $d^{5\cdot 2}$ entsprechen) ebenfalls, vermehrt sich jedoch sofort nach dem Versinken auf 16. Verglichen mit den Cirripedien ist der Gastrulationsvorgang hier also verspätet.

Die Übereinstimmung mit den ersten Entwicklungsvorgängen bei Cirripedien würde also wieder eine auffallend grosse sein, wenn wir bloss annehmen dürften, dass KÜHN sich in der Deutung des späteren Schicksals der Zellen geirrt hätte, dass seine Urkeimzelle in der Wirklichkeit die Urentodermzelle, seine Urentodermzelle dagegen unsere Mesodermzelle $d^{5\cdot 2}$ darstellte. Es mag zwar gefährlich scheinen auf Grund eigener Beobachtungen an einem bestimmten Object diejenigen anderer an einem ganz anderen Object anzweifeln und corrigieren zu wollen, aber es lässt sich nicht verneinen, dass, während es bei *Balanus* gelang, den Ursprung der drei Keimblätter in einer Weise festzustellen, welche jeden Zweifel ausschliesst, dies bei den oben aufgezählten Entomostraken viel weniger der Fall ist, ja, dass hier die Angaben über das Schicksal der Furchungszellen gewöhnlich auf sehr unfestem Boden stehen. Weitere Untersuchungen werden die Entscheidung bringen müssen.

Die Eifurchung und Gastrulation einer Euphauside wurde von TAUBE (1909) studiert. Die planktonischen Eier furchen sich anfangs nur wenig inäqual. Im Vierzellenstadium sind zwei Zellen ein wenig grösser als die beiden anderen, auch hier liegen die vier Zellen nicht in einer Ebene, es findet sich eine grosse Brechungsfurche an den Polen. Die 3. Teilung entspricht ganz dem Schema der Textfig. 1, und stimmt also überein mit dem was ich

beim Copepoden *Pseudocalanus* fand und was für die Cirripedien gilt. Die 4. Teilung erfolgt in sämtlichen Zellen senkrecht zur vorherigen, wie ich auch für *Pseudocalanus* annehmen zu müssen glaube, was aber nicht für die Cirripedien gilt. Je mehr Mikromeren von ihr abgeschnürt worden sind, um so mehr fängt die Dotterzelle an sich durch ihre Grösse von den anderen Zellen zu unterscheiden. An der Oberfläche des Eies ist hiervon indessen wenig zu bemerken, weil die Dotterzelle vom Anfang an das Bestreben hat, in das Innere des Eies zu dringen. Bei der 5. Teilung teilt sie sich äqual. Bezüglich des Schicksals der beiden so entstandenen „E-Zellen" bemerkt TAUBE (1915): „Während die eine ausschliesslich Entoderm liefert, stellt die andere die Urgenitalzelle dar (die aber vielleicht auch etwas zum Entoderm beisteuert)", ohne dass es ihm jedoch, wie er selbst bemerkt, gelingt, die Zurückführung der Genitalorgane auf die E-Zellen „zweifellos und klar" zu beweisen.

Beim Malacostraken *Lucifer* fand BROOKS (1895) ebenfalls eine äquale Furchung, welche zu einer Cöloblastula führt. Weitere Angaben werden über die Furchung jedoch nicht gemacht, als dass die Stadien 2, 4, 8, 16, 32 einander regelmässig folgen, und dass im Stadium von ungefähr 32, eine Zelle, welche im Begriffe ist sich in zwei zu teilen, nicht so sehr durch ihre Grösse, als durch ihren Dottergehalt auffällt, und welche auch hier das Bestreben zeigt in das Innere des Eies zu dringen. Bis soweit also wieder Übereinstimmung mit den Cirripedien. Über die Gastrulation jedoch vergleiche man das nächste Kapitel.

Obgleich die Eifurchung bis jetzt nur bei sehr wenigen Formen in einer Weise verfolgt worden ist, welche den heutigen Ansprüchen der „Cell-lineage"-Forschung genügt, so lässt sich aus dem, was darüber bekannt ist, doch wohl entnehmen, dass die Übereinstimmung, welche die verschiedenen Gruppen der Crustaceen mit totaler Furchung darin aufweisen, eine ziemlich grosse ist und sich wahrscheinlich noch grösser erweisen wird, wenn die betreffenden Vorgänge bei anderen Gruppen eben so genau verfolgt sein werden, als dies bis jetzt nur bei den Cirripedien ge-

schehen ist. Bei verschiedenen freilebenden und parasitischen Copepoden, Cirripedien, Cladoceren und Malacostraken, so bei *Cyclops*, *Diaptomus*, *Lernaea*, *Lepas*, *Balanus*, *Polyphemus*, *Lucifer* und *Euphausiden*, wurde im Stadium 16 eine oder im Stadium 32 zwei Zellen beobachtet, welche sich durch Dottergehalt oder andere cytologische Merkmale, oft auch durch ihre Grösse, und besonders durch ihre langsamere Teilung, mehr oder weniger auffallend von den übrigen Blastomeren unterschieden und wofür in vielen Fällen angegeben oder dargetan wurde, dass sie Entoblast liefern werden. Dies entspricht also dem Schema, dass vier inäquale Teilungen der Dotterzellen, wobei also vier Mikromeren abgeschnürt werden, von einer fünften äqualen derselben Zelle gefolgt werden. Obgleich nicht alle Angaben genau diesem Schema entsprechen, achte ich es doch gar nicht für unwahrscheinlich, dass weitere Untersuchungen zeigen werden, dass es für die Crustaceen mit Naupliusentwicklung allgemeine Gültigkeit hat, ja, dass es sich vielleicht als ebenso charakteristisch erweisen wird wie die Abschnürung von drei Ektomerenquartetten, wodurch bei Würmern und Mollusken die Sonderung von Ekto- und Entoblast vollzogen wird, es für die Furchung dieser Formen ist. Bei letzteren sehen wir, dass Dottergehalt die Grösse der Makromeren, nicht aber der drei Quartette von Mikromeren beeinflusst und die Teilungsgeschwindigkeit der letzteren herabsetzt. Bei den sehr dotterreichen Eiern von *Fulgur* (Conklin, 1907), geht daher die Umwachsung der Makromeren viel langsamer vor sich als bei dotterarmen Eiern und bei der Vollendung der Gastrulation ist die Zahl der Mikromeren daher viel grösser als bei den letzteren, ohne dass jedoch die Zahl der von den Makromeren abgeschnürten Mikromerenquartette sich geändert hat. Vieles deutet darauf hin, dass wir auch bei den dotterreichsten Eiern von Crustaceen mit Naupliusentwicklung Ähnliches finden. Auch hier findet wahrscheinlich keine Zunahme der Zahl der von der Dotterzelle abgeschnürten Mikromeren statt, wohl aber ist die Zahl ihrer Tochterzellen bei der Vollendung der Gastrulation viel grösser.

Bei den dotterärmsten Anneliden- und Molluskeneiern dagegen

finden wir kleine Makromeren, schnellere Teilung derselben und infolgedessen ist beim Anfang der Gastrulation ihre Zahl grösser. Ähnliches lässt sich bei den dotterärmsten Eiern der Crustaceen mit Naupliusentwicklung erwarten. Bei Cirripedien, beträgt die Zahl der Dotterzellen zu Anfang der Gastrulation zwei; es lässt sich erwarten, dass bei dotterarmen Eiern von Copepoden ihre Zahl auf vier oder acht gestiegen sein wird, bevor die Gastrulation anfängt. Manche Angaben verschiedener Untersucher scheinen darauf auch hinzudeuten.

Aus alledem geht hervor, dass es sich sehr lohnen würde, das Studium der Eifurchung der Crustaceen mit — und allerdings auch ohne — Naupliusentwicklung einmal kräftig in die Hand zu nehmen und zu versuchen hierüber ebenso gründliche Kenntnisse zu erlangen, als zu denen wir allmählich bezüglich der Eifurchung von Polychäten und Gastropoden gelangen.

Nicht unbeachtet darf hier die Übereinstimmung bleiben, welche die ersten Furchungsstadien bei Cirripedien mit denjenigen bei Rotatorien aufweisen. Da doch wohl allgemein angenommen wird, dass auch die Rotatorien von Trochophora-Tieren abzuleiten sind, so liesse sich einigermassen erwarten, dass ihre Furchung ebenfalls Anklänge an die spiralige Furchung aufweisen dürfte und von ihr vielleicht abzuleiten wäre. Die Weise nun, wie die Furchung bei Rotatorien von derjenigen bei Anneliden u. s. w. abweicht, zeigt nach den Untersuchungen ZELINKA's (1891) und besonders von JENNINGS (1896) eine unverkennbare Übereinstimmung mit den nämlichen Abweichungen bei den Crustaceen. Auch hier sind die ersten Teilungen inäqual, so dass im Vierzellenstadium sich eine grössere, hintere *d*-Zelle und drei kleinere vordere Zellen unterscheiden lassen. Auch hier enthält allein diese *d*-Zelle die Anlage des Entoblasts. Ebenso weist die 2. Teilung bei den Rotatorien einen spiraligen und zwar einen läotropen Charakter auf. „This fact is striking". sagt JENNINGS, „since the succeeding cleavages *do not belong to the spiral type*". Auch hier verlaufen die folgenden Teilungen in den vier Quadranten in übereinstimmender Weise, wobei nur der *d*-Quadrant bisweilen ein wenig abweicht. Die 3. Tei-

lung ist in allen vier Zellen äquatorial und nur in der *d*-Zelle inäqual, so dass das Stadium 8 mit demjenigen der Cirripedien ungefähr übereinstimmt. Die 4. Teilung jedoch erfolgt nach Jennings in sämtlichen Zellen abermals in derselben Richtung, so dass vier Kränze von je vier Zellen entstehen. Hierin weichen die Rotatorien also von den Crustaceen ab. Darin ist jedoch wieder Übereinstimmung zwischen beiden Furchungen zu konstatieren, dass auch hier in den ersten vier Teilungen die Sonderung von Ecto- und Entoblast stattfindet, und dass letzterer dann von der (freilich nicht sehr) dotterhaltigen Zelle $d^{5.1}$ dargestellt wird. Die Zelle $d^{5.1}$, welche folglich ebenso wie bei den Cirripedien die Entoblastanlage darstellt, schnürt bei den folgenden Teilungen zwei äusserst kleine Zellchen vom „rudimentären" Typus ab und wird dann unter weiteren Teilungen von den übrigen Zellen umwachsen. Der Verschluss des Blastoporus erfolgt nach Jennings diametral gegenüber dem animalen Pole, ebenso wie bei den Cirrepedien. Die Anlage und Herkunft des Mesoblasts wurde nicht festgestellt, doch machen Jennings' Angaben und Abbildungen es wohl wahrscheinlich, dass er von den am Rande des Blastoporus liegenden und beim Blastoporusverschluss in die Tiefe sinkenden Zellen der *a*-, *b*- und *c*-Quadranten geliefert wird, in einer Weise also, welche mit der Mesoblastbildung der Cirripedien wieder eine unverkennbare Übereinstimmung aufweisst.

Es ist merkwürdig, dass die Abweichung vom spiraligen Furchungstypus bei Crustaceen und Rotatorien offenbar in so übereinstimmender Weise stattgefunden hat.

Obgleich die Furchung der Crustaceen mit Naupliusentwicklung allerdings in Bezug auf die Keimblattbildung als determinativ im Sinne Conklin's (1897) aufzufassen ist, macht sie doch einen etwas anderen Eindruck als die determinative Furchung z. B. bei Anneliden und Mollusken. Hier treten, auch in den Micromeren, schon sehr frühzeitig allerlei inäquale Teilungen in ganz gesetzmässiger Weise auf, so dass man den Eindruck einer Mosaikarbeit bekommt. Zum Teil hängt dies mit der frühzeitigen Differenzierung bestimmter Organanlagen, z. B. des Prototrochs, der peria-

nalen Zuwachszone u. s. w. zusammen, zum Teil ist diesen inäqualen Teilungen, welche zu den bekannten zierlichen Oberflächenbildern führen, vielleicht weniger prospektiver Wert beizumessen, als man auf dem ersten Blick zu tun geneigt ist, und verwischen sich die Unterschiede später wieder dadurch, dass die grösseren Zellen sich schneller teilen als die kleineren. Doch weisen diese frühzeitig auftretenden Unterschiede, welche auch die Orientierung so sehr erleichtern, offenbar auf eine frühzeitigere Differenzierung hin, als sich dies bei den Crustaceen beobachten lässt. Hier findet anfänglich eigentlich nur eine Sonderung in Dotterzellen und protoplasmatische Zellen statt, welch letztere alle so völlig gleich gross sind, dass die Orientierung dadurch sehr erschwert wird. Nicht nur lässt sich in einem Stadium, etwas älter als dasjenige der Fig. 33, die Stelle, wo der Mund oder die Gliedmassenanlagen auftreten werden, durch nichts erkennen, sondern sogar Rücken- und Bauchseite lassen sich nicht bestimmen. Wenn die ersten Organanlagen auftreten, geschieht dies in einer Weise, wie es auch bei Eiern mit nicht determinativem Furchungstypus geschieht, es beteiligt sich sofort eine grössere Anzahl von Zellen an der ersten Anlage. In dieser Hinsicht macht die Furchung bei Crustaceen mit Naupliusentwicklung also eher einen nicht determinativen Eindruck. Sie stellt folglich gewissermassen einen Übergang zwischen determinativem und nicht determinativem Furchungstypus dar.

VII. Allgemeines und Vergleichendes über die Keimblattbildung.

Führt die Eifurchung direkt zu einer Sonderung in drei Gruppen von Zellen, welche die drei Keimblätter darstellen, oder findet zuerst eine Sonderung in Ecto- und Entoblast statt, und entsteht aus beiden oder einem von beiden darauf der Mesoblast? Diese Frage muss im Allgemeinen zugunsten der letzteren Alternative beantwortet werden. Der Mesoblast lässt sich fast immer mehr oder weniger deutlich von einem der beiden primären Keimblätter

ableiten. Zwar findet seine Sonderung und Einwanderung in das Blastocöl oft schon sehr früh statt, schon während der Gastrulation oder noch vor ihr, so dass eine zweiblätterige Gastrula niemals gefunden wird, aber auch die Sonderung von Ecto- und Entoderm findet in diesem Fall schon vor der Gastrulation statt, und es lässt sich auch jetzt noch ganz gut entscheiden, aus welchem dieser beiden der Mesoblast seinen Ursprung nimmt. Man denke hierbei z. B. an die Zelle *4d* bei Anneliden und Mollusken, worauf wir weiter unten noch zurückzukommen haben.

Auch bei *Balanus* findet zunächst eine Sonderung in zwei Arten von Zellen statt, in Mikromeren, welche die Anlage des Ektoderms darstellen und in Makromeren, welche die Anlage des Entoderms bilden. Die Sonderung vollzieht sich in den ersten vier Teilungen. Die Gastrulation geschieht epibolisch, indem die Mikromeren die anfangs nur in der Einzahl vorhandene Makromere umwachsen. Von einem Blastocöl, das bei Copepoden mit äqualer Furchung gut ausgebildet ist, lassen sich nur in frühen Teilungsstadien noch dürftige Reste beobachten; ein Gastrocöl tritt erst in der Naupliuslarve auf. Das Zentrum der Mikromerenkappe bildet der animale Pol, wo das Richtungskörperchen gewöhnlich sitzt, obgleich es auch bisweilen in die Furchungshöhle sinkt (Fig. 11, 12) oder sich ablöst und nicht mehr zu finden ist (Fig. 6). Auch Grobben (1881) fand bei *Cetochilus*, dass das Richtungskörperchen bisweilen in die Furchungshöhle gerät. Der animale Pol liegt nahe dem vorderen spitzen Ende des Eies, aber nicht auf ihm. Der Verschluss des Blastoporus findet ihm diametral gegenüber statt, also auf der entgegengesetzten Seite und nahe, aber ein wenig vor dem hinteren spitzen Ende des Eies. Die Verzerrung und Formänderung des Eies bei der ersten Dotterteilung, wodurch animaler Pol und Blastoporus fast in der Mitte der flachen Seite des Eies zu liegen kommen, sind hier, ihrer vorübergehenden Natur wegen, ausser Betracht gelassen. Der Verschluss des Blastoporus erfolgt durch allseitiges Zusammenrücken der Mikromeren, wobei von einer Nahtbildung nicht die Rede ist.

Das Mesoderm tritt am Blastoporus auf, um die Zeit, wo der

Verschluss stattfindet. Es entsteht hauptsächlich aus den den Blastoporus umgrenzenden Mikromeren, welche in die Tiefe sinken und von den mehr nach aussen liegenden Mikromeren, welche jetzt den Blastoporusrand bilden, überwachsen werden. Dieses Wegsinken geschieht in mehreren Etappen und die wegsinkenden Zellen gehören zu drei verschiedenen Generationen. Zuerst versinken am Hinterrande die beiden Nachkommen der 4. Mikromere, $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$, dann am Vorderrande die drei Zellen $a^{7.5}$, $b^{7.5}$ und $c^{7.5}$, schliesslich wieder am Hinterrande drei *d*-Zellen, $d^{8.21}$, $d^{8.25}$ und $d^{8.26}$. Sie gehören also zur 6., 7. und 8. Generation, wenn man das ungefurchte Ei als 1. Generation betrachtet, und entstammen allen vier Quadranten, wenngleich der *d*-Quadrant den grössten Anteil liefert. Schliesslich ist die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen, dass noch weitere Einwanderung bei folgenden Teilungen stattfindet, aber diese ist, wenn sie erfolgt, doch jedenfalls sehr unbedeutend. Man bekommt den Eindruck, dass die Entscheidung, welche Zellen zu Mesoblastzellen werden, einfach davon abhängt, welche Zellen zufälligerweise am Blastoporusrand liegen, und dass bei einer etwas anderen Anordnung der Micromeren Zellen, welche jetzt Mesoblast werden, Ectoderm bleiben würden und umgekehrt. Hieraus lassen sich vielleicht gewisse Unterschiede zwischen *Lepas* und *Balanus* erklären. Bei *Lepas* nämlich wurde nur Einwanderung von Zellen der 6. und der 7. Generation beobachtet. Die Zahl der letzteren beträgt jedoch vier, gegen drei bei *Balanus*, indem vom *b*-Quadrant hier zwei Zellen geliefert werden, was wieder damit zusammenhängt, dass die Tochterzellen von $b^{5.2}$, $b^{6.3}$ und $b^{6.4}$, bei *Lepas* beide am Blastoporusrand liegen, während das bei *Balanus* nur mit $b^{6.3}$ der Fall ist.

Bigelow (1902) neigt nun dazu den Mesoblastzellen der beiden von ihm beobachteten Kategorieen eine verschiedene Bedeutung beizulegen, indem er sie unterscheidet als „primary" und „secondary mesoblast". Dabei denkt er an die nämliche Unterscheidung bei Anneliden und Mollusken, wo sich Mesoblast von ektodermaler und von entodermaler Herkunft unterscheiden lässt, letzteres in der Gestalt der von den beiden Teloblasten, Nachkommen

von $4d$, abgeschnürten Mesodermstreifen, welche die Bekleidung des Coeloms liefern. Von CONKLIN (1897) wurde die Bezeichnung „primary or radial mesoblast" für den Ektomesoblast, welchen er für den phylogenetisch älteren hält, angewendet, „secondary or bilateral mesoblast" nannte er den Entomesoblast. Weil der sekundäre Mesoblast zuerst auftritt und auch zuerst gut bekannt war, wurde er vorher jedoch als „primärer Mesoblast" bezeichnet, und umgekehrt der „primäre Mesoblast" CONKLIN's als „sekundärer (MEYER, 1890). BIGELOW hält sich nun an diese ältere Bezeichnung, er spricht nämlich über den Entomesoblast als „primary mesoblast" und über den Ektomesoblast als „secondary mesoblast". Dem Entomesoblast der Anneliden und Mollusken vergleicht er die Mesoblastzellen der 6. Generation bei *Lepas*, während er diejenigen der 7. Generation dem Ektomesoblast dieser Gruppen vergleichbar achtet.

Ich glaube, dass zu dieser Trennung und Gegenüberstellung der Mesoblastzellen beider Generationen kein genügender Grund vorliegt und dass solch ein Vorgehen auf einer unrichtigen Auffassung beruht. BIGELOW weist darauf hin, dass bei *Lepas* ebenso wie bei Anneliden u. s. w. die Trennung von Ekto- und Entoderm in drei aufeinanderfolgenden Teilungen vollzogen wird, während bei der 4. Teilung der Entomesoblast auftritt. Wir haben jedoch im vorigen Kapitel die Auffassung, wonach die 3. Teilung bei Cirripedien der 1. bei Anneliden u. s. w. entspräche, verworfen und können folglich auch obiger Bemerkung keinen Wert beilegen. Eine äussere Übereinstimmung weisen die Mesoblastzellen der 6. Generation mit den beiden Teloblasten der Würmer u. s. w. darin auf, dass die beiden Tochterzellen der 4. Mikromere in ähnlich bilateral-symmetrischer Weise am Hinterrande des Blastoporus liegen. Aber darauf beschränkt sich die Übereinstimmung denn auch so ungefähr. Die Teloblasten sind deutlich entodermaler Herkunft, ihre Mutterzelle $4d$ gehört zu einem Quartett, dessen drei übrigen Komponenten rein entodermal sind. Auch in dem Einfluss, den der Dottergehalt des Eies auf seine Grösse ausübt, lässt sich $4d$ als eine Zelle entodermaler Herkunft erkennen. Wie

die Untersuchungen CONKLIN's an *Crepidula* (1897) und *Fulgur* (1907), wenn man sie mit solchen an weniger dotterreichen Eiern vergleicht, gezeigt haben, nimmt bei dotterreichen Eiern von Gastropoden die Grösse der Makromeren im Verhältnis zu den Mikromeren ausserordentlich zu, weniger nimmt die Grösse der sog. sekundären Makromeren, der Zellen des 4. Quartetts mit Ausnahme von 4*d*, zu, noch weniger, aber doch auch noch deutlich, die Grösse von 4*d*, gar nicht die Grösse der Ektomeren. Auch hierin lässt sich die entodermale Herkunft von 4*d* noch erkennen.

Was spricht nun aber dafür, die Nachkommen der 4. Mikromere als von entodermaler Herkunft, diejenige der ersten 3 Mikromeren als ectodermal zu betrachten? Die 4. Mikromere bildet die regelmässige Fortsetzung der von den drei ersten gebildeten Reihe. Ihrer Grösse nach unterscheidet sie sich nicht von diesen, sie folgt der Regel, dass jede folgende Mikromere halb so gross wie die vorhergehende ist. Vom Dotterreichtum lässt sich ihre Grösse gar nicht beeinflussen, wie ein Vergleich von *Lepas* und *Balanus* sofort lehrt. Ihre Nachkommen benehmen sich anfangs ganz wie die übrigen Ektodermzellen (vergl. z. B. Fig. 40, $d^{6.3}$), sie bilden die Fortsetzung und den Rand der Mikromerenkappe, welche die Dotterzelle umwächst. Weil die Mesoblastzellen aus den am Rande des Blastoporus liegenden Mikromeren entstehen, war zu erwarten, dass auch die Nachkommen der 4. Mikromere dazu gehören würden; dass aber diese Mikromere im Gegensatz zu den drei vorhergehenden nur Mesoblast und keinen Ectoblast liefert, lässt sich einfach daraus erklären, dass die Zahl ihrer Nachkommen, wenn der Blastoporus sich schliesst, so gering ist (2!), dass sie alle am Blastoporusrande liegen und folglich alle in die Tiefe sinken. Von den übrigen Mesoblastzellen unterscheiden sie und ihre Nachkommen sich weiter in keiner Weise. Von teloblastischen Neigungen ist nicht die Rede, sogar ihre symmetrische Lage geht bald verloren. Die eigentümliche Torsion des Eies bei der Teilung der Dotterzellen machen nämlich auch sie mit, so dass sie jetzt nicht mehr hinter dem Blastoporus, sondern auf seiner

Seite liegen. Wenn nun die Torsion wieder verstreicht, behalten die Mesomeren ihre asymmetrische Lage. Die Mesomeren der 7. Generation, welche anfangs symmetrisch am Vorderrande des Blastoporus entstehen, liegen jetzt auf der einen Seite derselben (Fig. 30, die dunkel gestreifen Kerne), diejenigen der 6. Generation, welche anfänglich am Hinterrande lagen, auf der anderen Seite, ja, durch die aktive Wanderung der Zellen hier sogar grösstenteils vor dem Blastoporus (Fig. 30, die vier Zellen mit Spindeln, *bl* = Blastoporus).

Ich glaube denn auch, dass wir alle drei Generationen von Mesomeren, welche am Blastoporusrande aus den Mikromeren hervorgeben, als Ektomesoblast zusammenfassen müssen und dass eine Unterscheidung von „primary" und „secondary mesoblasts" welche dem Ekto- und Entomesoblast der Anneliden u. s. w. entspräche, sich daran nicht vornehmen lässt.

Die dritte Generation von Mesomeren wurde von Bigelow nicht mehr beobachtet, ich vermute jedoch bei der grossen Übereinstimmung, welche *Lepas* und *Balanus* in anderer Hinsicht aufweisen, dass sie auch bei *Lepas* nicht fehlen wird. Noch von einer anderen Zufügung zum Mesoblast vermute ich, dass sie bei *Lepas* nicht fehlen wird, obgleich Bigelow sie nicht beobachtet hat, und das um so mehr weil ein früherer Untersucher, Groom (1895), sie offenbar wohl bemerkt hat. Es sind das die beiden kleinen Zellchen, welche, nachdem die erste Dotterteilung schon stattgefunden hat, von den beiden Makromeren nach dem Blastoporus zu abgeschnürt werden (Fig. 45, 46). Erst danach folgen weitere Teilungen des Dotters. Hier kann man wirklich von Entomesoblast sprechen. Auch ihrer Grösse nach unterscheiden sich diese beiden Zellchen von den Nachkommen der Ectomesoblasten, deren Zahl durch Teilung indessen auf 7 ($2 \times 2 + 3$) gestiegen ist. Sie sind nämlich deutlich kleiner und haben auch kleinere Kerne. Sind nun diese beiden Zellchen dem Entomesoblast der Anneliden u. s. w. zu vergleichen? Kann man es für sie, ebenso wie für 4*d*, wahrscheinlich machen, dass sie früher Entoblasten gewesen sind, macht sich diese Herkunft auch noch etwa im

Dottergehalt bemerkbar? Die zweite Frage muss verneinend beantwortet werden, auf die erste müssen wir die Antwort schuldig bleiben. Es wäre schliesslich auch noch eine andere Auffassung möglich, wie ich im vorigen Kapitel gezeigt habe, S. 467. Hiernach wäre die Abschnürung der beiden kleinen Zellchen als eine verspätete Mikromerenabschnürung aufzufassen, die noch stattfindet nachdem die Dotterzerlegung schon angefangen hat. Vielleicht würde auch über diese Frage das genaue Studium anderer Formen mit Naupliusentwicklung mehr Licht bringen können. Jedenfalls lässt sich konstatieren, dass, auch wenn die zwei Zellchen $d^{7.2}$ und $d^{7.4}$ als Entomesoblast aufzufassen sind, dieser letztere doch jedenfalls bei Cirripedien eine sehr untergeordnete Rolle spielt, wie daraus hervorgeht, dass nach Beendigung der Ectomesoblastbildung, also nach der 7. Teilung, die Zahl der Ectomesoblastzellen 17, diejenige der Entomesoblastzellen 4 beträgt, wobei die letzteren vier die kleinsten sind. Die geringe Bedeutung des Entomesoblasts dürfte wohl mit dem Fehlen eines Cöloms bei den Crustaceen zusammenhängen.

In ihrem weiteren Schichsal lassen sich Ecto- und Entomesomeren sehr bald nicht mehr auseinanderhalten, sie wandern vom Blastoporus bald nach allen Richtungen unter das Ectoderm, wo man sie einzeln oder in kleinen Grüppchen antrifft. Später sammeln sie sich hauptsächlich in den Anlagen der Gliedmassen. Es wäre sonst sehr interessant gewesen zu erfahren, ob etwa aus den Entomesoblast später die Gonaden hervorgehen.

In der Literaturübersicht wurde schon darauf hingewiesen, dass Groom (1895) bei *Lepas* die Abschnürung der Entomesoblastzellen beobachtet, die Ectomesoblastzellen dagegen übersehen hat, so dass er alles Mesoderm als Entomesoderm betrachtet. Dagegen beobachtete Bigelow (1902) nur das Ectomesoderm, das er freilich, m. E. ohne Recht, zum Teil als Entomesoblast betrachtete. Weitere Vergleichung meiner Befunde mit denjenigen von Bigelow findet man oben.

Vergleichen wir jetzt noch einmal die Keimblattbildung bei Cirripedien mit demjenigen, was darüber bei anderen Crustaceen

mit Naupliusentwicklung bekannt ist, so bei Copepoden, Cladoceren und den Malacostraken *Leucifer* (BROOKS, 1883) und *Euphausia* (TAUBE, 1909), so fällt dabei sofort die Übereinstimmung in der Entodermbildung auf. Die meisten dieser Formen haben weniger dotterreiche Eier als die Cirripedien, so dass die Furchung anfangs nahezu oder völlig äqual ist und zu einer Cöloblastula führt. Daran lassen sich in einem bestimmten Augenblicke eine oder zwei Urentodermzellen erkennen. So lässt sich nach GROBBEN (1881) bei *Cetochilus* im Stadium 32 eine grössere, dotterreichere zentrale Entodermzelle erkennen, welche bald in zwei und darauf in vier Tochterzellen zerlegt wird, worauf sie anfangen in die Tiefe zu sinken. Ausser diesen zentralen Entodermzellen gibt es aber noch einen Ring von dotterlosen „seitlichen Entodermzellen", deren Lage mit den Ectomesoblastzellen der Cirripedien ziemlich übereinstimmt, so dass man versucht wäre sie diesen zu vergleichen, worauf auch BIGELOW schon hinweist.

URBANOWICZ (1884, 1886) und HÄCKER (1892, 1897, 1903) gelangen zu sehr verschiedenen Ergebnissen bezüglich *Cyclops*. URBANOWICZ fand, dass die Gastrulation darin besteht, dass eine einzige Entoblastzelle in die Tiefe sinkt und dass Ectoblastzellen im Umkreis des Blastoporus Mesenchym liefern. Ausserdem aber soll der Entoblast noch zwei Mesoblastmutterzellen liefern, woraus Mesoblaststreifen und schliesslich sogar Somitenpaare hervorgehen, so dass U. zum Schlusse gelangt, dass die Leibeshöhle ein Enterocöl ist. Nach HÄCKER dagegen teilt sich die im Blastoporus liegende Körnchenzelle in eine Urgenital- und eine Urentodermzelle, während die Zellen um den Blastoporus sich teilen und ebenfalls Entodermzellen liefern, so dass deren Zahl bei der Gastrulation 10—11 beträgt. Aus der Urkeimzelle geht auch die Urmesodermzelle hervor.

Nach AMMA (1911) findet die Gastrulation bei den Copepoden erst beim 9. Teilungsschritt statt. Es lässt sich dabei ein ganzer Pfropf von Entodermzellen beobachten, welche hauptsächlich der letzten, vierten, von der Körnchenzelle abgeschnürten körnchenfreien Zelle entstammen (vergl. voriges Kap.), wobei sich aber

auch noch einige andere, der nächsten Nachbarschaft entstammende Zellen befinden. Auch finden sich in diesem Pfropfe die beiden Urgenitalzellen, Tochterzellen der Körnchenzelle. Über das Mesoderm wird nichts gesagt.

Nach FUCHS (1913), der ebenso wie HÄCKER die Körnchenzelle sich beim 5. Teilungsschritt in eine Urentoderm- und eine Urkeimzelle zerlegen lässt, entsteht aus der letzteren jedoch kein Mesoderm mehr, sondern wird dieses, ebenso wie bei *Balanus*, von den um den Blastoporus gelagerten Ectodermzellen geliefert, welche offenbar den „vorderen" und „seitlichen" Entodermzellen HÄCKER's entsprechen.

Beim parasitischen Copepoden *Lernaea* fand PEDASCHENKO (1893), dass die Sonderung von Ecto- und Entoblast, ebenso wie bei Cirripedien, in den vier ersten Teilungen stattfindet. Die vier abgeschnürten Mikromeren teilen sich weiter und umwachsen den Entoblast. Vom Rande des Blastoderms entstehen während der Umwachsung mesodermale Elemente, und zwar meint P. hier ebenso wie BIGELOW bei *Lepas* zwei Gruppen unterscheiden zu können: 1° eine Gruppe von 4 Urgenitalzellen, 2° Mesenchymzellen. Der dotterreiche Entoblast furcht sich nicht durch, sondern es entstehen in ihm durch Kernvermehrung sog. „Dotterzellen".

Auch MCCLENDON (1907) beschreibt die Furchung einiger parasitischen Copepoden, namentlich des *Pandarus sinuatus* und eines neuen Dichelestiden. Die Eier haben hier eine scheibenförmige Gestalt, indem sie zu einer Reihe angeordnet in den Eiersäckchen liegen. Offenbar sind sie noch beträchtlich dotterreicher als bei *Balanus*, was zur Folge hat, dass nicht nur die Furchung viel stärker inäqual ist, sondern auch, dass die epibolische Gastrulation langsamer erfolgt. Während bei *Balanus* die erste äquale Dotterteilung kurz vor der Vollendung der Gastrulation erfolgt, hat das Blastoderm in diesem Stadium beim Dichelestiden den Dotter erst halbwegs umwachsen, ebenso wie bei dotterreichen Gastropoden (CONKLIN, 1907) die Dotterumwachsung viel mehr Zeit in Anspruch nimmt als bei dotterarmen. Die Zahl der Ectoblasten ist beim Verschluss des Blastoporus denn auch eine viel grössere als

bei Cirripedien, ohne dass jedoch die Zahl der von der Dotterzelle abgeschnürten Micromeren eine erheblich grössere ist. Wenn die Mikromerenkappe ungefähr ein Drittel des Dotters umwachsen hat, sinken einige der Randzellen in die Tiefe und werden zu Mesoblastzellen. Das stimmt also ganz gut zu dem, was wir bei *Balanus* fanden. Dabei ist es auch hier die letzte von der Dotterzelle abgeschnürte Mikromere (nach McClendon die 5.), welche sich dabei meridional in zwei Tochterzellen teilt, ebenso wie die letzte (hier die 4.) Mikromere bei *Lepas* und *Balanus*. Diese Zellen, welche offenbar Bigelow's „primary mesoblast" entsprechen, stellen nach McClendon die Urkeimzellen dar, ohne dass jedoch ihr Schicksal bis zur Anlage der Keimdrüse verfolgt wurde.

Ausser den eben erwähnten Mesoblastzellen, welche nach McClendon für die 1. und 2. Antenne bestimmt sind, beobachtet McClendon eine zweite Einwucherung einiger Zellen kurz vor dem Verschluss des Blastoporus, welche nach ihm den Mesoblast für die Mandibeln liefern. Auch hier scheint somit die Mesodermbildung in mehreren Etappen vor sich zu gehen.

Bei der Cladocere *Polyphemus* findet Kühn (1913) eine Sonderung von Ecto- und Entoblast während der ersten vier Teilungen. Von den beiden Zellen, welche man unserer $d^{5.1}$ und $d^{5.2}$ vergleichen möchte, ist es jedoch nach Kühn die obere, $d^{5.2}$, welche die Urentodermzelle darstellt, während $d^{5.1}$ die Urgenitalzelle ist. Ich habe es im vorigen Kapitel gewagt, die Vermutung auszusprechen, dass Kühn sich hierin geirrt habe, und dass seine Urgenitalzelle, welche in ihrem Verhalten so völlig der Dotterzelle der Cirripedien entspricht, in Wirklichkeit die Urentodermzelle darstelle, eine Annahme, welche durch manche Abbildungen Kühn's gestützt wird. Die Zahl der Nachkommen dieser Zelle beläuft sich bei der Gastrulation, welche erst beim 9. Furchungsschritt erfolgt, auf 8. Sie sinken ohne Auftreten einer Einstülpung (Invagination) in die Tiefe, zusammen mit den Mesodermzellen, welche ebenso wie diejenigen Mesoblastzellen bei Cirripedien, welche Bigelow als „secondary mesoblast" bezeichnete, von den am Blastoporusrand liegenden Ectodermzellen der drei vorderen

Quadranten geliefert werden. Zu gleicher Zeit sinken auch die Nachkommen von Kühn's Urentodermzelle, 16 an der Zahl, welche nach meiner Vermutung dem „primary mesoblast" Bigelow's bei Cirripedien entsprechen, in die Tiefe. Ist diese Deutung richtig, so bleibt der hauptsächlichste Unterschied zwischen *Polyphemus* und Cirripedien der, dass die Gastrulation später, nämlich erst beim 9. Teilungsschritt erfolgt (bei Cirripedien beim 6.), abgesehen davon, dass die Abschnürung der beiden kleinen Mesoblastzellchen vom Entoderm noch bei keiner anderen Form als bei *Balanus* beobachtet wurde.

Brooks (1882) beschreibt, wie die totale und äquale Furchung der dotterarmen Eier von *Leucifer* zu einer Cöloblastula führt, woran sich im Stadium 32 eine körnchenreiche zentrale Zelle, von Brooks als die *c*-Zelle bezeichnet, bemerken lässt, welche sich in zwei und später in vier Tochterzellen teilt. Die Gastrulation findet nach Brooks hier durch Invagination statt, wobei jedoch nicht nur die Nachkommen der *c*-Zelle, sondern auch die umliegenden Zellen invaginieren. Das spätere Schicksal der ersteren kann Brooks nicht mit Gewissheit angeben.

Die Keimblattbildung der Euphausiden weist nach Taube's (1909) Mitteilungen eine unverkennbare Übereinstimmung mit den Cirripedien auf. Auch hier sinken im Stadium 32 zwei grosse Dotterzellen in die Tiefe und werden von den gleichmässig grossen Mikromeren umwachsen. Die den Blastoporusrand begrenzenden Mikromeren, acht an der Zahl, teilen sich schräg zur Oberfläche und die acht inneren Tochterzellen, die „Kranzzellen", sinken in die Tiefe. Taube meint, dass sie auch Entoderm liefern, aber es scheint mir kaum zweifelhaft, dass wir es hier mit der Mesodermbildung zu tun haben. Taube jedoch leitet das Mesoderm von zwei „Mesenchymzellen" ab, welche Schwesterzellen von zwei der den Blastoporus umgebenden „Kranzzellen" sind. Von den Dotterzellen, welche er in seiner ersten Arbeit beide als Entodermzellen betrachtet, meint er die eine in der zweiten Arbeit als Urgenitalzelle ansprechen zu müssen. Das Material, worauf er seine weiteren Angaben gründet, ist jedoch sehr unvollständig.

Resumierend können wir sagen, dass unter den verschiedenen Gruppen von Crustaceen mit Naupliusentwicklung die Eifurchung und Keimblattbildung bei den Cirripedien jetzt zweifellos am vollständigsten bekannt ist, und dass dasjenige, was wir darüber bei Copepoden, Cladoceren und Malacostraken wissen, darauf hindeutet, dass, wenn die Vorgänge hier einmal mit gleicher Genauigkeit und Vollständigkeit erforscht sein werden, die Übereinstimmung mit den Cirripedien sich wahrscheinlich als noch beträchtlich grösser erweisen wird, als sie dies jetzt zu sein scheint, besonders auch mit Bezug auf die Deutung des Schicksals der verschiedenen Zellen, welche jetzt offenbar noch viel zu wünschen übrig lässt. So wurde im vorhergehenden Kapitel schon betont, dass in verschiedenen Arbeiten, der Entoblast zum Teil oder ganz zurückgeführt wird auf eine Zelle des Stadiums 16, resp. zwei des Stadiums 32, welche sich durch Grösse, cytologische Merkmale und langsamere Teilung von den übrigen Zellen unterscheiden. Dies wurde z. B. beobachtet bei *Cyclops* (HÄCKER, AMMA, FUCHS), *Lernaea* (PEDASCHENKO), *Lepas* (BIGELOW), *Balanus* (DELSMAN), *Polyphemus* (KÜHN), *Leucifer* (BROOKS) und *Euphausiden* (TAUBE), während für *Cetochilus* (GROBBEN) und einige andere *Copepoden* (AMMA) sowie für einen *Dichelestiden* (MC. CLENDON) das Auftreten der Urentoblastzelle nicht bei der 4., sondern erst bei der 5. Teilung angegeben wurde. Doch scheint mir die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, dass auch hier Nachuntersuchung vollkommene Übereinstimmung zu Tage fördern würde. Auch würde dadurch wahrscheinlich wohl grössere Übereinstimmung in den Angaben über das weitere Schicksal der Nachkommen dieser Urentodermzellen erzielt werden, denn nach verschiedenen Untersuchern liefern nicht sie ausschliesslich den Entoblast, sondern es beteiligen sich auch umliegende Zellen daran, welche nach anderen, ebenso wie bei Cirripedien constatiert wurde, Mesoblast liefern; ausserdem bilden sie oft nur zum Teil Entoblast, den letzteren aber in ganz anderer Weise als bei *Balanus*. Auch kommt es mir, wie erwähnt, nicht unwahrscheinlich vor, dass mehrere Untersucher Urentodermzellen für Urgenitalzellen gehalten haben.

Die Angaben über das Auftreten des Mesoblasts laufen überhaupt ausserordentlich auseinander, immer wieder scheinen die Autoren durch den Gedanken beeinflusst worden zu sein, dass man in ähnlicher Weise wie bei den Anneliden zwei symmetrisch zur Medianebene gelegene Urmesoblastzellen oder aber Urgenitalzellen erwarten müsse, und sie haben diese dann auch wirklich beobachtet. Nirgends jedoch liegen die Verhältnisse so klar und haben sich die Vorgänge so genau verfolgen lassen als bei Cirripedien, und hier ist, wie ich BIGELOW gegenüber betonen muss, von solchen Homologa der Teloblasten der Anneliden oder von Urgenitalzellen nicht die Rede. Bedenken wir, wie wenig sich die Angaben früherer Autoren über die Mesodermbildung bei Cirripedien im Lichte der neueren Untersuchungen bewährt haben, so gibt uns dies ein Mass für die Zuverlässigkeit solcher Angaben, so lange nicht die Cell-lineage in ebenso vollständiger Weise hat verfolgt werden können als dies bis jetzt nur bei Cirripedien gelungen ist.

Charakteristisch für die neueren Arbeiten über die früheste Entwicklung der Crustaceen ist das Suchen nach der Keimbahnzelle, welche nach den Autoren gewöhnlich der einen der beiden Makromeren, der Mutterzelle beider, oder aber der zuletzt abgeschnürten (4.) Mikromere bei Cirripedien entspricht, ohne dass jedoch je eine wirklich einwandfreie Zurückführung der Gonaden auf dieselben gelungen wäre. Oft wird diese sogar nicht einmal versucht und eine gewisse Zelle ziemlich apodiktisch als Keimbahnzelle angesprochen. Grosse Vorsicht scheint mir diesen Angaben gegenüber geboten.

VIII. Anlage von Stomodæum, Proctodæum und Extremitäten.

Wenn nach vollendeter Gastrulation die Einsenkung, welche den Blastoporus markiert, undeutlich wird und verschwindet, so lässt sich an einem birnförmigen Ei, wie die Fig. 33 es zeigt, weder Bauch- noch Rückenseite mehr unterscheiden. Dadurch war

es mir denn auch nicht möglich zu entscheiden, ob die ersten Anlagen der Gliedmassen, welche bald als paarige Höcker auftreten, sich auf derjenigen Seite, wo sich der Blastoporus geschlossen hat, finden, oder auf der entgegengesetzten Seite, wo das Richtungskörperchen noch lange den animalen Pol angewiesen hat. Jedenfalls ist es die künftige Dorsalseite des Embryo, um die es sich handelt. Die Anlagen der Gliedmassen treten als drei Paare Höcker auf, unter denen sich die Mesoblastzellen anhäufen (Fig. 53, 54). Von diesen drei Paaren ist das vorderste das am spätesten auftretende, während das hintere immer das am weitesten entwickelte ist (Fig. 35, 36). Hinter dem hintersten Paare läuft das Ei in einen unpaaren Höcker aus, welcher die Spitze der Birne darstellt. Wollen wir eine Vergleichung mit den Anneliden anstellen, so entspricht der Nauplius offenbar am ehesten einer auswachsenden Trochophora mit zwei Körpersegmenten und dem Pygidium, welches vom hinteren unpaaren Höcker dargestellt wird. Das Prostomium stellt dann die vordere stumpfe Hälfte des Embryo mit den Antennenanlagen dar [1]). Zwischen 1. und 2. Extremitätenpaar liegt also die Grenze zwischen Prostomium und Soma, und auch auf der entgegengesetzten Seite lässt sich diese Grenze einigermassen daran erkennen, dass auf dem Prostomium die Kerne dichter bei einander liegen als auf dem Soma, und ersteres somit dunkler gefärbt erscheint (Fig. 35). Dies rührt daher, dass, wie ein Medianschnitt lehrt (Fig. 52), das Epithel auf dieser Seite auf dem Prostomium ein wenig höher ist als auf dem Soma und auf der Grenze beider (bei †) noch besonders verdickt ist, während ausserdem hier eine kleine Anhäufung von Mesodermzellen stattfindet. Hierdurch wird die erste Anlage des Stomodäums angedeutet. Auch an Querschnittenserien fällt der ziemlich scharfe Übergang vom höheren Epithel des Prostomiums zum abgeflachten Epithel der beiden ersten

---

1) Nach GOODRICH (1898) und HEIDER (1914) entsprechen auch die Antennen einem Körpersegment. GOODRICH meint vor dem letzteren sogar noch ein Segment, mit den Augen als Anhängen, annehmen zu müssen. Die Frage nach dem Wert der Antennen kann noch nicht als gelöst betrachtet werden.

Körpersegmenten auf. Die Grenzen der Entodermzellen sind wenig deutlich, aber dennoch zu sehen.

Im Stadium der Figg. 34—35 verkehrten sämtliche Eier ungefähr in der Mitte des Dezember. In der letzten Hälfte dieses Monats fand die Anlage des Stomodäums und des Proctodäums statt, die hier in merkwürdiger Weise vor sich geht. Zunächst betrachten wir das Stadium, worauf sich die Figg. 36 und 55 beziehen, und welches ich, ebenso wie die weiter noch zu besprechenden Stadien, auch an Querschnitten studiert habe. Die Gliedmassen sind länger geworden und ein wenig von der Dorsalseite herabgerückt. Besonders an den beiden hinteren Extremitäten macht sich die Zweiteilung bemerkbar, aber auch am 1. Extremitätenpaar scheint sich eine Andeutung hiervon zu finden, indem sich auf seiner Vorderseite immer ein kleiner Höcker bemerken liess (*).

Auf der entgegengesetzten Seite des Embryo ist als eine kleine Einsenkung der Mund aufgetreten, welcher, wie die Schnitte lehren, noch nicht in einen Darmkanal führt. Groom und Bigelow haben also recht, wenn sie behaupten, dass die Anlagen der Gliedmassen zuerst auf der Dorsalseite auftreten und erst nachträglich mehr auf die Ventralseite hinüberrücken, wie z. B. Fig. 37 lehrt. Hier ist die Zweiteilung der beiden hinteren Extremitätenpaare schon deutlicher geworden, während am 1. Paar sich nur wenig davon bemerken lässt. Mit dem Längerwerden der Extremitäten nähert sich ihr Basis immer mehr der Ventralseite, als würden sie aus der Oberfläche des Eies gleichsam herausgeschnitten. Die Mundeinsenkung ist noch deutlicher geworden und die bei Naupliuslarven immer so auffallende Oberlippe fängt schon an herüberzuwachsen.

Betrachten wir jetzt die Sagittalschnitte. In Fig. 55 sehen wir an der schon am Totalpräparat bemerkten Mundeinstülpung eine Ektodermeinwucherung, welche nach hinten gerichtet und am inneren Ende keulenförmig angeschwollen ist. Während am proximalen Ende die Zellen epithelartig um ein fiktives Lumen angeordnet sind, wie auch Querschnitte lehren, und wir es hier

also mit einer deutlichen Einstülpung des Ektoderms zu tun haben, geht diese Anordnung am inneren Ende verloren, so dass wir hier vielmehr den Eindruck einer Zellwucherung bekommen. Immer fallen an diesem distalen Ende einige Zellen durch ihre Grösse und hellgefärbtes Plasma auf, ohne dass ich die Bedeutung hiervon in späteren Stadien hätte feststellen können. Die Stelle, wo in dieser Weise die Anlage des Stomodäums auftritt, entspricht offenbar derjenigen, welche in Fig. 52 mit † angedeutet wurde. Zwischenstadien zwischen beiden fanden sich in meinem Materiale leider nicht vor, aber der Zusammenhang ist deutlich genug. Während bei Anneliden das Stomodäum im Anschluss an den Blastoporus entsteht, auch wenn dieser sich völlig verschliesst, lässt sich die Stelle des Blastoporusverschlusses bei *Balanus* bei der weiteren Entwicklung leider nicht im Auge behalten, so dass sich nicht entscheiden lässt, ob auch hier eine ähnliche Beziehung, wie sie sich von vornherein erwarten liesse, besteht. Wir wissen nicht einmal, ob der Mund auf derselben Seite auftritt, wo der Blastoporus sich vorher befand. Wenn aber auch hier das Stomodäum im Anschluss an den Blastoporus entstände, so müssten wir doch annehmen, dass abermals eine Wanderung des letzteren nach vorn stattgefunden hätte, denn die Stelle des Verschlusses lag ganz am Hinterende des Embryo (Fig. 50, 51). Etwas Positiveres lässt sich darüber leider nicht sagen.

Die weitere Entwickelung lehrt uns nun, dass die geschilderte Ektodermeinstülpung nicht nur die Anlage des Stomodäums darstellt, sondern dass sich davon auch die Anlage des Proctodäums abschnürt. Die letztere wird namentlich durch das keulenförmig angeschwollene innere Ende der Einstülpung, welche hier, wie erwähnt, mehr den Eindruck einer Zellwucherung macht, repräsentiert. In Fig. 57 sehen wir, dass im proximalen, schlauchförmigen Abschnitt der Einstülpung ein Lumen aufgetreten ist, doch war es nicht in allen Eiern gleich deutlich entwickelt wie im vorliegenden. Zu gleicher Zeit hat dieser Abschnitt eine mehr nach vorn gerichtete Lage angenommen. Wir haben hier die Anlage des Stomodäums vor uns. Diejenige des Proctodäums, der

distale, solide Abschnitt der gemeinsamen Anlage in Fig. 55, hat sich ganz davon gesondert. Das keulenförmige Ende dieser Zellwucherung ist noch mehr angeschwollen, während ein nach oben sich verjüngender Zellstrang, welcher der Bauchwand des Embryo anliegt, den Rest der Verbindung mit der Stomodäumanlage darstellt. Die Proctodäumanlage ist also nichts weiteres als ein abgeschnürter Teil der Stomodäumanlage.

Mehrere Längs- und Querschnitte durch Eier in diesem Stadium, eigens zu diesem Zwecke angefertigt, bestätigten diesen eigentümlichen Schluss vollkommen, indem sie allerlei Übergänge zwischen den in Fig. 55 und 57 abgebildeten Stadien lieferten. In Fig. 56 bilde ich z. B. ein derartiges Zwischenstadium bei etwas stärkerer Vergrösserung ab. Stomodäumeinstülpung und Proctodäumanlage hängen noch mit einander zusammen, aber die erstere fängt schon an ihre Richtung nach oben zu verändern und die letztere wird sich bald von ihr abschnüren. Die wenigen grossen, bleichen Zellen am distalen Ende fallen auch hier, ebenso wie in Fig. 57, auf (*).

Durch die Streckung und Abflächung der Bauchwand sind Stomodäum- und Proctodäumanlage in Fig. 58 weit von einander entfernt. Der Mund hat sich dem Vorderende des Embryo genähert, das Stomodäum bildet noch immer einen nach vorn gerichteten Blindschlauch ohne Lumen, dessen distales Ende dem Dotter anliegt. Obgleich die Abbildungen der Schnitte den Eindruck erwecken dürften, dass der Dotter eine ungeteilte Masse mit eingestreuten Kernen sei, muss noch einmal betont werden, dass der Dotter in grosse Zellen zerlegt ist, deren Grenzen an Totalpräparaten oft, an Schnitten bisweilen ganz deutlich sind, aber in der Regel sich an Schnitten doch nicht, oder nicht gut zwischen dem Überfluss von grossen, stark lichtbrechenden Dotterkörnern nachweisen lassen. Später, gegen die Zeit des Ausschlüpfens, ordnen sich die Dotterzellen zu einem Darmepithelium an, ohne dass ich diesen Prozess in seinen Einzelheiten bis jetzt verfolgen könnte, weil Zwischenstadien in meinem Material nicht vorhanden waren. Ein grosser Teil des Dotters scheint

dabei in das Darmlumen zu gelangen. Auch im Stomodäum hat sich bei ausschlüpfenden Larven ein Lumen gebildet, welches sich in das Darmlumen öffnet.

Die Zellen der Proctodäumanlage, welche in Fig. 57 noch eine solide Masse bilden, haben sich in Fig. 58 epithelartig angeordnet und in ihrer Mitte ist ein kleines Lumen aufgetreten. Bei ausschlüpfenden Larven hat sich dieses auf der einen Seite in das Darmlumen, auf der anderen nach aussen geöffnet. Es wäre sehr interessant, auch bei anderen Crustaceen einmal genau zu verfolgen, ob sich auch hier ähnliche Beziehungen zwischen der frühesten Anlage von Stomo- und Proctodäum konstatieren lassen wie bei *Balanus*.

Dass der After in der Nähe der Verschlussstelle des Blastoporus entsteht, ist klar. Auch für die Decapoden mit nicht determinativer Entwicklung wird allgemein angegeben, dass die Stelle des sich schliessenden Blastoporus der späteren Afteröffnung oder einem dicht hinter dieser gelegenen Punkte entspricht. Hierin würden also die Crustaceen wohl weitgehend von den Anneliden abweichen, ja, nach diesen Befunden wären die letzteren in GROBBEN's Einteilung zu den Protostomiern, die ersteren eher zu den Deuterostomiern zu rechnen, was a priori sehr unwahrscheinlich ist. Wir müssten, wie schon oben erwähnt wurde, beträchtliche Zellverschiebungen annehmen, um zu verstehen, dass bei *Balanus*, wie bei den Anneliden und den übrigen Protostomiern, der Mund im Anschluss an den Blastoporus und der Anus als Neubildung entsteht. Dass Zellverschiebungen stattfinden, kann nicht bezweifelt werden, aber etwas Gewisses darüber, ob der Mund oder der Anus Beziehungen zum Blastoporus aufweist, lässt sich leider nicht angeben, weil die Stelle des Blastoporusverschlusses sich nicht mehr erkennen lässt.

In Fig. 55 sehen wir am Hinterende des Embryo eine Ektodermverdickung auftreten, welche in Fig. 57 zu einer Einstülpung führt, so dass man hier den Eindruck bekommt, dass an der Stelle des späteren Anus doch auch eine Proctodäumanlage direct vom Ektoderm aus daselbst stattfände. Dem ist aber nicht so, wir

haben hier bloss die Bildung der beiden Spitzen vor uns, einer dorsalen und einer ventralen, in die der Nauplius nach hinten zu ausläuft und zwischen denen der Anus durchbricht, wie Fig. 58 zeigt. Auf Längsschnitten macht dies anfänglich den Eindruck einer Proctodäumanlage. Die beiden Spitzen werden resp. zum Endstachel des Rückenschilds und zum ventralen Abdominalanhang des Nauplius.

Dass im Ektoderm beträchtliche Verschiebungen stattfinden geht erstens daraus hervor, dass die Anlagen der Extremitäten, welche anfänglich auf der Dorsalseite entstehen, nachher ganz auf die Ventralseite rücken, wo sie im Stadium der Fig. 58 schon angelangt sind. Totalansichten dieses Stadiums findet man in den Publikationen früherer Untersucher schon genügend abgebildet, z. B. bei Hoek (1876), Fig. 14. Die Extremitäten sind lang ausgewachsen und Borsten fangen an sich daran zu entwickeln. Eine weitere Verlagerung ist diejenige der Mundöffnung nach vorn, welche mit dem Überwachsen der Oberlippe und der Ausdehnung und Abflachung der unteren Bauchwand zusammenhängt. Das erste Auftreten der Bauchganglienanlage macht sich in Figg. 56 und 57 als eine Verdickung der oberen Bauchwand bemerkbar, wovon sich in Fig. 55 noch nichts bemerken lässt. Die hintere Hälfte der Bauchwand dagegen bleibt dünn und dehnt sich aus, so dass in Fig. 58 der Gegensatz zwischen der vorderen verdickten Hälfte, welche das Bauchganglion liefert, und der hinteren, dünnen Hälfte ganz auffällig geworden ist. Die Grenze zwischen beiden fällt zusammen mit derjenigen zwischen dem Extremitäten tragenden und dem noch extremitätenlosen Teile des Körpers.

In einiger Entfernung vor dem Munde tritt als eine ähnliche Ektodermverdickung die Anlage des Hirnganglions auf, wovon in Fig. 55 sich noch ebenso wenig wie von der Bauchganglienanlage etwas nachweisen lässt. Erst in Fig. 56 werden beide bemerkbar. Hinter dem Hirnganglion liegt in Fig. 58 die Anlage des Auges, worin sich soeben Pigment zu bilden anfängt. Die Anlage und spätere Entwicklung des Auges wurde indessen nicht weiter verfolgt.

Das zuletzt abgebildete Stadium datiert vom 30. Dez. Nach einem sechsjährigen Aufenthalt am Meere, dessen ich, was die Arbeit daselbst betrifft, immer mit Dankbarkeit gedenken werde, nahm ich am Ende des Jahres 1914 von der Zoologischen Station im Helder Abschied. Weitere Entwicklungsstadien des *Balanus*-Eies wurden von mir dadurch nicht untersucht, nur an einer mir im März zugesandten Probe, worin die Nauplii eben ausschlüpfen wollten, machte ich noch einige Beobachtungen über die Bildung des Darmkanals, welche schon oben erwähnt wurden.

IX. Zusammenfassung.

Wie das Ei von *Balanus balanoides* unter den bisjetzt untersuchten Cirripedien-Eiern das grösste ist, so ist es auch das dotterreichste und furcht es sich am meisten inäqual. Schon bei der 1. Teilung tritt diese Inäqualität auf. Von der Dotterzelle, welche das ungefurchte Ei darstellt, werden successive vier dotterlose Mikromeren abgeschnürt, wodurch die Sonderung von Ekto- und Entoblast vollzogen wird. Dann folgt die erste Dotterteilung, indem die Dotterzelle in zwei ungefähr gleich grossen Tochterzellen zerlegt wird, unmittelbar vor der Vollendung der Gastrulation. Nachdem die beiden Dotterzellen bei der 6. Teilung noch je ein kleines dotterloses Zellchen, welches zu Mesoblast wird, abgeschnürt haben, sind ihre weiteren Teilungen durchaus Dotterteilungen, welche zur Anlage des Mitteldarms führen.

Die vier abgeschnürten Mikromeren teilen sich regelmässig weiter und liefern die Mikromerenkappe, welche die Dotterzelle(n) umwächst. Ihre Teilungen sind alle äqual, so dass die Ektomerenkappe aus völlig gleich grossen Zellen besteht.

Die aufeinander folgenden Teilungen des Eies erfolgen in allen Zellen nicht ganz synchron, indem die Dotterzelle(n) und die von ihr zuletzt abgeschnürten Mikromeren ein wenig zurückbleiben (vergl. Fig. 1, S. 463). Doch ist der Unterschied besonders im Anfang so gering, dass Ruhestadien von 2, 4, 8, 16, 32 Zellen einander regelmässig auffolgen.

Die Gastrulation erfolgt durch Epibolie, indem die Mikromerenkappe die Dotterzelle umwächst. Der Verschluss des Blastoporus findet durch konzentrische Zusammenziehung der Ränder und diametral gegenüber dem animalen Pole statt. Kurz vorher hat sich die Dotterzelle äqual geteilt, so dass sich zwei Dotterzellen im Innern des Eies befinden.

Der Mesoblast entsteht zum weitaus grössten Teile aus den Mikromeren am Rande des Blastoporus, also aus dem Ektoderm, und zwar beteiligen sich alle vier Quadranten daran, am meisten allerdings der *d*-Quadrant, welcher auch den grössten Anteil an der Begrenzung des Blastoporus hat. So wird die 4. von der Dotterzelle abgeschnürte Mikromere ganz zu Mesoblast.

Bei drei aufeinanderfolgenden Teilungen, der 5., 6. und 7., sinken jedesmal einige Zellen, welche also zu drei verschiedenen Generationen gehören, in die Tiefe.

Zu diesem Ektomesoblast gesellen sich die beiden kleinen von den Dotterzellen bei der 6. Teilung abgeschnürten Zellchen, welche man als Entomesoblast bezeichnen könnte. Die Mesoblastzellen verbreiten sich bald zwischen Ektoderm und Dotterzellen und lassen sich weiter nicht mehr auseinander halten.

Ob zwischen dem Blastoporus einerseits und Mund oder Anus andrerseits irgend eine Beziehung besteht, lässt sich nicht feststellen, weil die Verschlussstelle des Blastoporus bald nicht mehr erkennbar ist. Merkwürdig ist die Entstehung der Proctodäumanlage aus dem distalen Ende der Stomodäumeinstülpung, indem hier eine Zellwucherung auftritt, welche sich bald abschnürt und das Proctodäum liefert, während die anfangs nach hinten gerichtete Stomodäumeinstülpung sich nach vorn biegt. Erst gegen die Zeit des Ausschlüpfens ordnen die dotterreichen Entodermzellen sich epithelartig um ein Darmlumen und entsteht ein durchgängiges Darmkanal.

Obgleich bei anderen Gruppen von Crustaceen mit Naupliusentwicklung die Cell-lineage noch nicht so genau verfolgt worden ist, deuten die Angaben darüber doch auf eine ausgesprochene Übereinstimmung mit den Vorgängen bei Cirripedien hin.

Namentlich scheint vieles dafür zu sprechen, dass auch hier in ähnlicher Weise die Sonderung von Ekto- und Entoblast während der ersten vier Teilungen stattfindet, und dass letzterer aus einer einzigen der dann anwesenden Zellen seinen Ursprung nimmt.

Die Zahl der Chromosomen beträgt bei *Balanus balanoides* in den somatischen Zellen 32, bei der 2. Reduktionsteilung 16.

LITERATUR.

1. Amma, K, 1911, *Ueber die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden.*
   Archiv f. Zellforschung, Bd. 6.
2. Bigelow, M. A., 1902, *The early Development of Lepas.*
   Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 40.
3. Brooks, W. K, 1882, *Lucifer: a Study in Morphology*
   Phil. Trans. Royal Soc. London, Vol. 173.
4. Castle, W. E., 1896, *The early Embryology of Ciona intestinalis.*
   Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 27.
5. Conklin, E. G., 1897, *The Embryology of Crepidula.*
   Journ. Morph. Boston, Vol. 13.
6. Delsman, H. C, 1914, *Entwicklungsgeschichte von Littorina obtusata.*
   Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. (2), Dl. 13.
7. Delsman, H. C., 1914, *Over het klievingstype van Balanoglossus.*
   ibid. Dl. 13.
   (s. auch: G. Stiasny in: Z. wiss. Zool., Bd. 110, S. 54).
8. Delsman, H. C., 1916, *Eifurchung und Keimblattbildung bei Scoloplos armiger Linn.*
   ibid. Dl. 14.
9. Fuchs, K., 1913, *Die Zellfolge der Copepoden.*
   Zool. Anz., Bd. 42.
10. Goodrich, E. S., 1898, *On the relation of the Arthropod Head to the Annelid Prostomium.*
    Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 40.
11. Grobben, C., 1881, *Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir.*
    Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 3.
12. Grobben, C., 1908, *Die systematische Einteilung des Tierreiches.*
    Verh. Zool.-botan. Ges. Wien
13. Groom, T. T., 1895, *On the early Development of Cirripedia.*
    Phil. Trans. Royal Soc. London (B), Vol. 185.
14. Häcker, V., 1892, *Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops.*
    Arch. mikr. Anat., Bd. 39.

15. Häcker, V., 1896, *Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwicklung von Cyclops.*
ibid. Bd. 46.

16. Häcker, V., 1897, *Die Keimbahn von Cyclops.*
ibid. Bd. 49.

17. Häcker, V., 1903, *Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile.*
Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. 37.

18. Heider, K., 1914, *Phylogenie der Wirbellosen.*
Die Kultur der Gegenwart.

19. Hoek, P. P. C., 1876, *Embryologie von Balanus.*
Niederl. Arch. Zool., Bd. 13.

20. Jennings, H. S., 1896, *The early Development of Asplanchna Herrickii.*
Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 30.

21. Kofoid, C. A., 1894, *On some Laws of Cleavage in Limax.*
Proc Am. Acad Arts and Sc., Vol. 29.

22. Kofoid, C. A., 1895, *On the early Development of Limax.*
Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 27.

23. Kühn, A., 1913, *Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommereier von Polyphemus pediculus de Geer.*
Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ont., Bd. 35.

24. Lang, A., 1878, *Die Dotterfurchung von Balanus.*
Jen. Zeitschr., Bd. 12 (N. F. 5).

25. Mc Clendon, J. F., 1906—1907, *On the Development of Parasitic Copepods.*
Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole, Vol. 12.

26. Meyer, E., 1890, *Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms.*
Biol. Centralbl., Bd. 10.

27. Münter, J. und Buchholz, 1869, *Ueber Balanus improvisus Darw. var. gryphicus Münter.*
Mitth. naturwiss. Ver. Neu Vorpommern u. Rügen, I

28. Nassonow, N, 1885, *Zur embryonalen Entwicklung von Balanus.*
Zool. Anz., Bd. 8.

29. Pedaschenko, D., 1893, *Sur la segmentation de l'oeuf et la formation des feuilles embryonaires chez la Lernaea branchialis.*
Rev. Sc. nat. Pétersbourg, Ann. 4.

30. Pedaschenko, D., 1899, *Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis.*
Trav. Soc Nat. Pétersbourg, T. 26

31. Rückert, J., 1895, *Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops-Eies.*
Arch. mikr. Anat., Bd. 45.

32. Schimkewitsch, W., 1896, *Studien über parasitische Copepoden.*
Z. wiss. Zool., Bd 61.

33. Schimkewitsch, W., 1899, *Einige Worte über die Entwicklung der parasitischen Copepoden.*
Zool. Anz., Bd. 22.

34. Solger, B., 1890, *Die Richtungskörperchen von Balanus.*
ibid. Bd. 13.

35. Stiasny, G., 1914, *Studien über die Entwicklung des Balanoglossus clavigerus Delle Chiaje, I.*
Z. wiss. Zool., Bd. 110.

36. Taube, E., *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden.*
I. Die Furchung des Eies bis zur Gastrulation. ibid. Bd. 92, 1909.
II. Von der Gastrula bis zum Furciliastadium. ibid. Bd. 114, 1915.

37. Urbanowitsch, F., 1893, *Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclopiden.*
Zool. Anz., Bd. 7.

38. Weissmann, A., und C. Ischikawa, 1888, *Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper.*
Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont., Bd. 13.

39. Wilson, E. B., 1898, *Considerations on Cell-lineage and Ancestral Reminiscence.*
Ann. New York Acad. Sc., Vol. 11.

40. Zelinka, C., 1891, *Studien über Räderthiere, 3. Zur Entwicklungsgeschichte der Räderthiere.*
Z. wiss. Zool., Bd. 53.

41. Zur Strassen, O., 1896, *Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala.*
Arch. Entw. mech., Bd. 3.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Sämtliche Abbildungen wurden mit dem Zeichenapparat angefertigt bei einer Vergrösserung von 700 × und reproduziert × $^2/_3$, mit Ausnahme derjenigen Fälle, wo die Vergrösserung ausdrücklich angegeben ist.

Abkürzungen:

b.g. Bauchganglion
bl. Blastoporus
cer.g. Cerebralganglion
ent. Entoblast
ep. Epistom (Oberlippe)
m. Mund
mes. Mesoblast
o. Auge
pol. Richtungskörperchen
proct. Proctodäum
stom. Stomodäum

* Grenzlinie beider Entoblasten.

a. Totalpräparate.

Tafel XV.

Fig. 1, Ei nach der 2. Reduktionsteilung, mit väterlichem und mütterlichem Vorkern.
Fig. 2, Ähnliches Ei, mit Chromatinringelchen in den Kernen.
Fig. 3, Ei mit erster Teilungsspindel. Vergr. × 428, reprod. × $^2/_3$.
Fig. 4, Ei im Zweizellenstadium. Vergr. × 428, reprod. × $^2/_3$.
Fig. 5, Übergang zum Vierzellenstadium.

Tafel XVI.

Fig. 6, Vierzellenstadium.
Fig. 7, Übergang zum achtzelligen Stadium, 1. Phase.
Fig. 8, » » » » , 2. Phase, Seitenansicht.
Fig. 9, Achtzellenstadium, von der Seite des animalen Poles.

Tafel XVII.

Fig. 10, Übergang zum sechszehnzelligen Stadium, 1. Phase, schräg von der Seite.

Fig. 11, Übergang zum sechszehnzelligen Stadium, 2. Phase, von der Seite des animalen Poles.
Fig. 12, Dasselbe Ei, Seitenansicht.
Fig. 13, Die fünfte Teilung, 1. Phase, Seitenansicht.

Tafel XVIII.

Fig. 14, Die fünfte Teilung, 2. Phase, Ansicht von der vegetativen Seite.
Fig. 15, Dasselbe Ei, von der Seite des animalen Poles.
Fig. 16, Ähnliches Ei, Seitenansicht.
Fig. 17, Stadium von 32 Zellen, von der vegetativen Seite (vergl. Fig. 41).

Tafel XIX.

Fig. 18, Stadium von 32 Zellen, nach der Torsion (vergl. Fig. 42 und 43).
Fig. 19, Dasselbe Ei, von der Seite des animalen Poles.
Fig. 20, Die sechste Teilung, 1. Phase, von der Seite des animalen Poles.
Fig. 21, » » » , 2. Phase, Ansicht von der vegetativen Seite (vergl. Fig. 44).

Tafel XX.

Fig. 22, Die sechste Teilung, 3. Phase, Ansicht von der vegetativen Seite.
Fig. 23, » » » , 4. Phase, Ansicht von der vegetativen Seite (vergl. Fig. 46). Zugleich Anfang der siebenten Teilung. (Bei den unter der Oberfläche liegenden Mesodermzellen ist der Exponent unterstrichen). Vergl. Fig. 46.
Fig. 24, Dasselbe Ei, 7. Teilung, 1. Phase. Seitenansicht.
Fig. 25, Dasselbe Ei, von der Seite des animalen Poles.

Tafel XXI.

Fig. 26, Die siebente Teilung, 2. Phase, Seitenansicht.
Fig. 27, » » » , 3. Phase, von der vegetativen Seite.
Fig. 28, Die siebente Teilung, 3. Phase, von der vegetativen Seite (vergl. Fig. 47).
Fig. 29, » » » , 4. » » » » » (vergl. Fig. 30).

Tafel XXII.

Fig. 30, Dasselbe Ei, in derselben Lage, aber nur die Meso- und Entoblastzellen angegeben (also bei etwas tieferer Einstellung als bei Fig. 29).
Fig. 31, Ende der siebenten Teilung, 125—127 Zellen (zwei Spindeln, eine Zelle noch ungeteilt). Die Mesodermzellen sind bloss numeriert.
Fig. 32, Ei von ± 256 Zellen, 8 Entoblasten, von der Seite des Blastoporus, (vergl. Fig. 50).
Fig. 33, Birnförmiges Stadium, vor dem Auftreten der Extremitäten-Anlagen (vergl. Fig. 51).

Tafel XXIII.

Fig. 34, Auftreten der Extremitäten-Anlagen, dorsale Ansicht, reprod. × $^1/_2$.
Fig. 35, Dasselbe Ei, von der Seite, reprod. × $^1/_2$ (vergl. Fig. 52—54).

Fig. 36, Weiter vorgeschrittenes Stadium mit Mundeinstülpung, von der Seite, Vergr. 430 × (vergl. Fig. 55).

Fig. 37, Noch etwas älteres Stadium, von der Seite, reprod. × 1/2 (vergl. Fig. 57).

b. Optische Schnitte.

Fig. 38, Zweizellenstadium, sagittal.

Tafel XXIV.

Fig. 39, Übergang zum sechszehnzelligen Stadium, 3. Phase (Abschnürung der 4. Mikromere), sagittal.

Fig. 40, Ei wie in Fig. 14, Ende der 5. Teilung, sagittal. Die kleine Fig. bei dem Pfeile giebt die Lage der Spindel an, wenn das Ei um 90° gedreht und dann in Oberflächenansicht betrachtet wird (wie in Fig. 14).

Fig. 41, Das Ei der Fig. 17, 32 Zellen, sagittal.

Fig. 42, Das Ei der Fig. 18 und 19, sagittal.

Tafel XXV.

Fig. 43, Dasselbe Ei, nachdem es ein wenig umgerollt worden war, so dass der Schnitt durch $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ ging.

Fig. 44, Das Ei der Fig. 21, sagittal.

Fig. 45, Abschnürung der beiden Entomesoblasten, Ende der 6. Teilung, Anfang der 7., sagittal.

Fig. 46, Das Ei der Fig. 23—25, ein klein wenig weiter als dasjenige der Fig. 40, sagittal.

Tafel XXVI.

Fig. 47, Das Ei der Fig. 28, sagittal.

Fig. 48, Ähnliches Ei, sagittal.

Fig. 49, Ende der 7. Teilung, sagittal, der eine Entoblast teilt sich soeben ($d^{7.1}$), der andere hat sich schon geteilt.

Fig. 50, Das Ei der Fig. 32, sagittal.

Tafel XXVII.

Fig. 51, Das Ei der Fig. 33, sagittal.

c. Wirkliche Schnitte.

Fig. 52, Das Ei der Fig. 34, median, 5 μ.

Fig. 53, Dasselbe Ei, einige Schnitte weiter nach der Seite zu, also paramedian.

Fig. 54, Ähnliches Ei, Querschnitt durch das 2. Extremitätenpaar (vergl. Fig. 35).

Tafel XXVIII.

Fig. 55, Das Ei der Fig. 36, Medianschnitt.

Fig. 56, Ein wenig weiter vorgeschrittenes Stadium, Teil eines Medianschnittes, Trennung von Procto- und Stomodäumanlage, Vergr. × 930, reprod. × 2/3.

Fig. 57, Das Ei der Fig. 37, Medianschnitt.

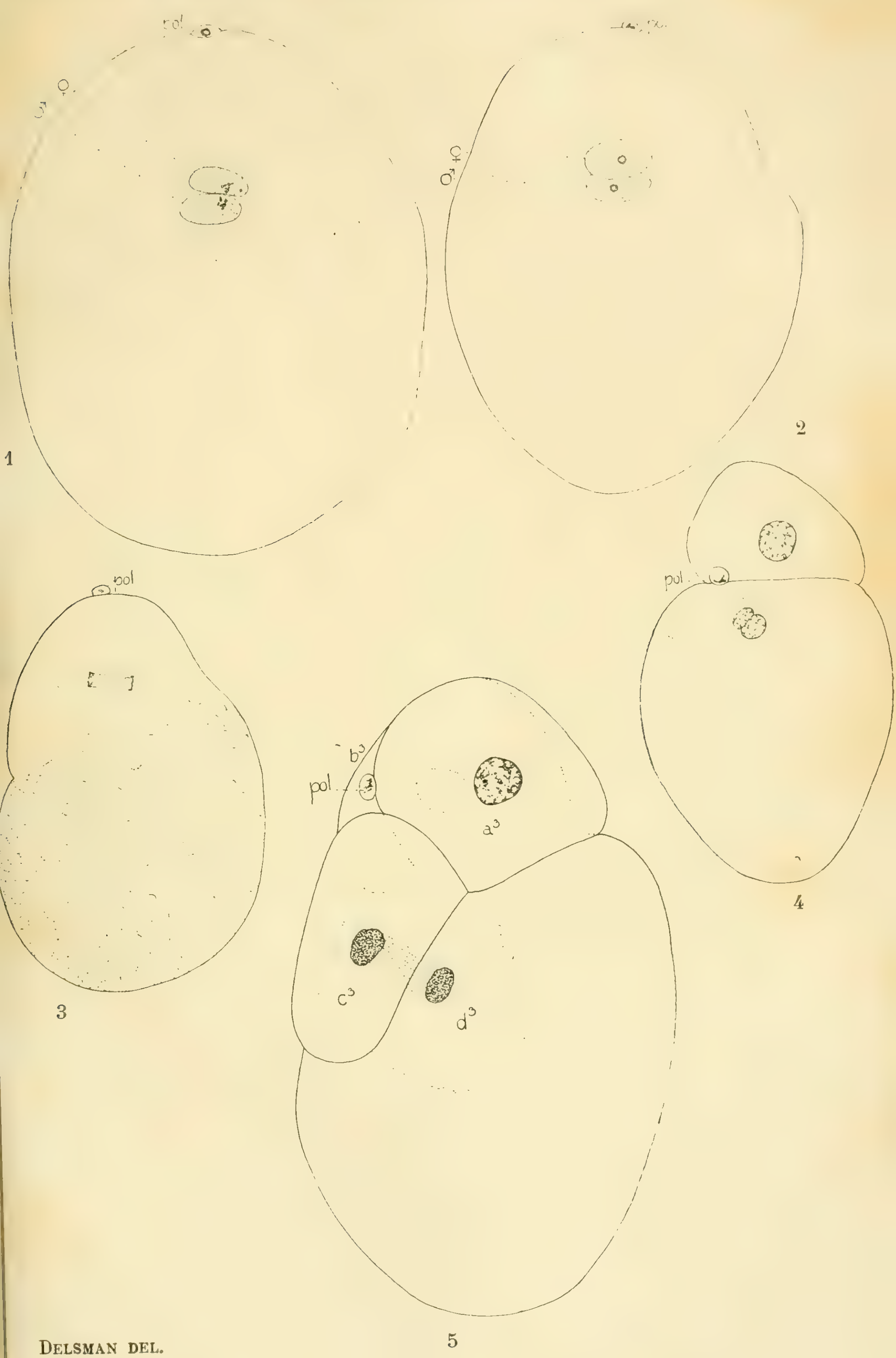
Fig. 58, Medianschnitt durch einen Embryo vom Ende Dezember.

d. Zellenstammbaum.

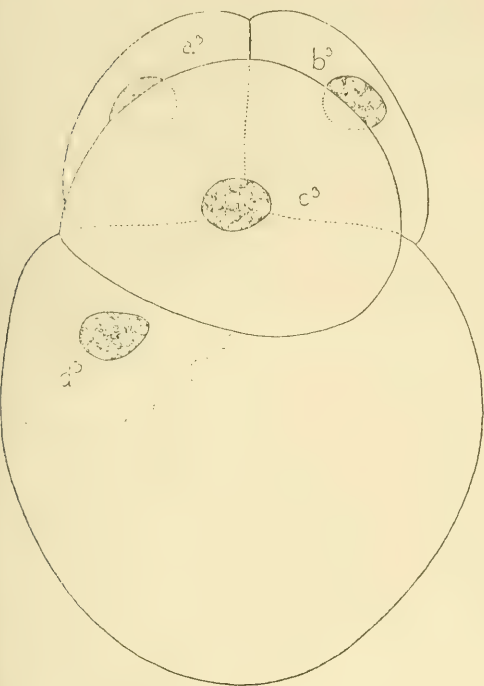
Tafel XXIX.

Die Teilungen sind hier alle synchron gedacht. Mit dickerer Linie ist der Dotter angegeben.

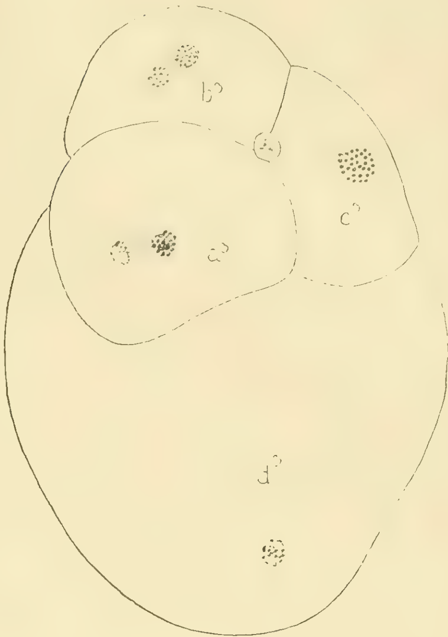
Erratum: die Linie $a^{4.1}$—$a^{5.1}$ soll eine Knötchenlinie sein, die Zelle $a^{4.1}$ ist schon rein ectodermal



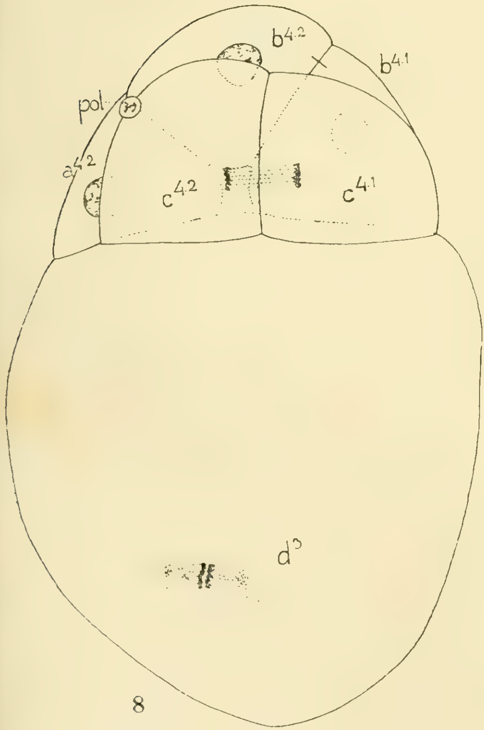
Delsman del.



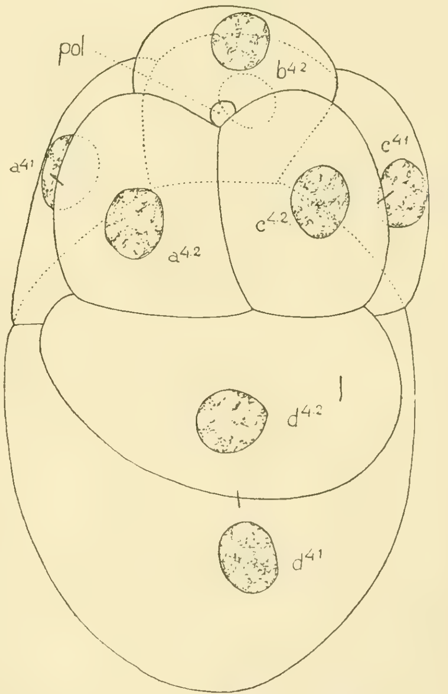
6



7

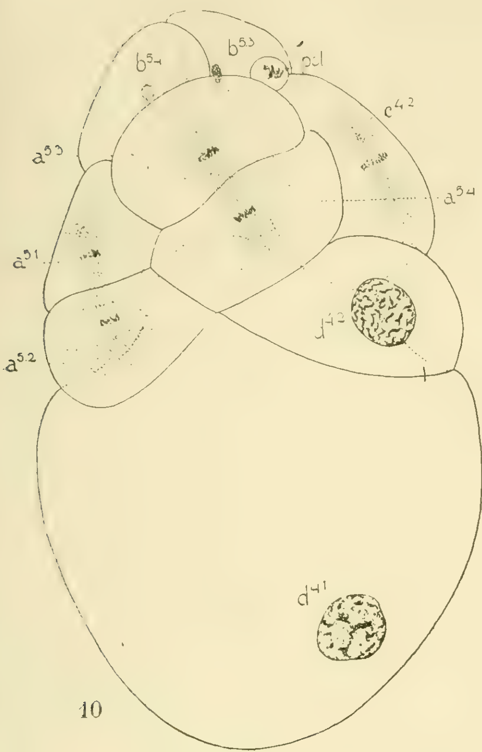


8

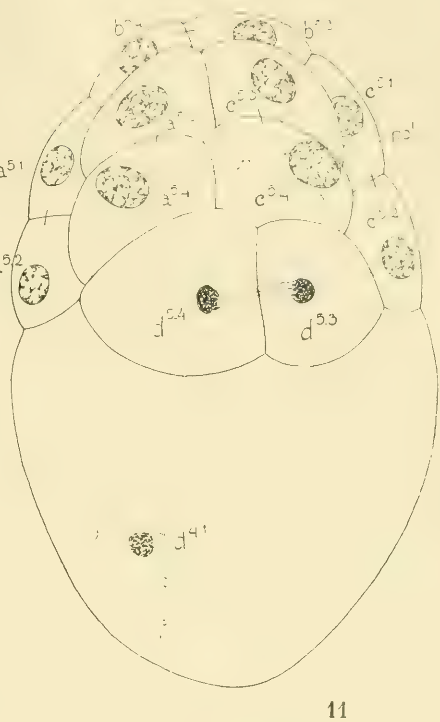


9

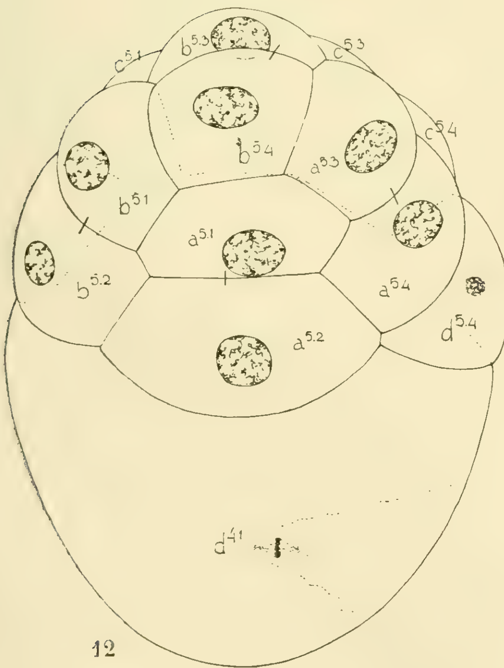
Delsman del.



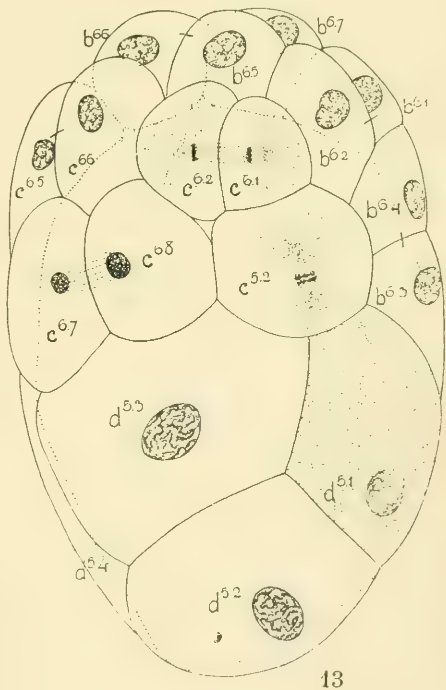
10



11

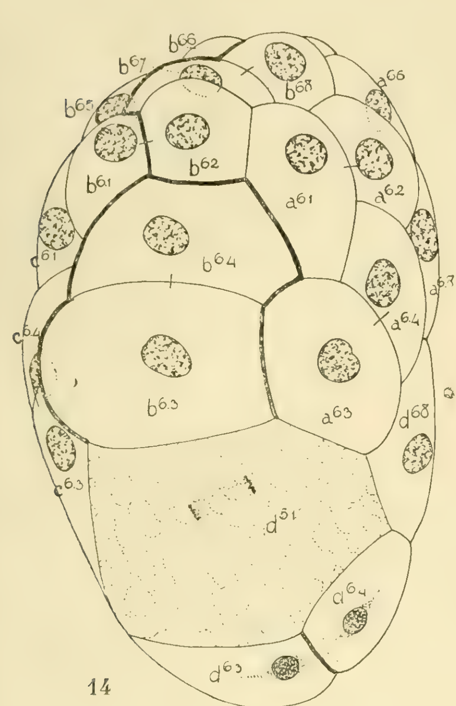


12

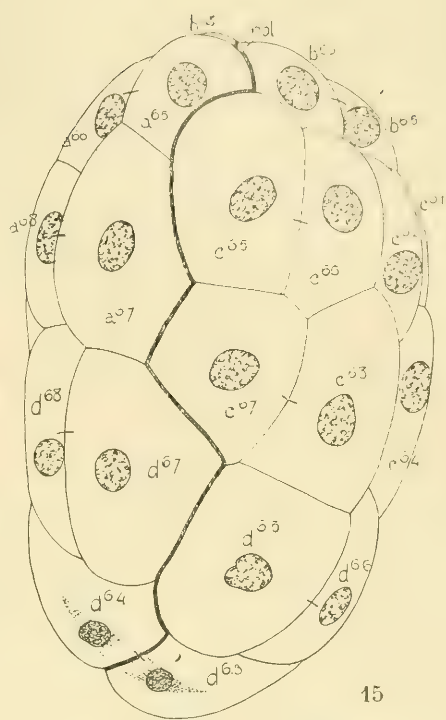


13

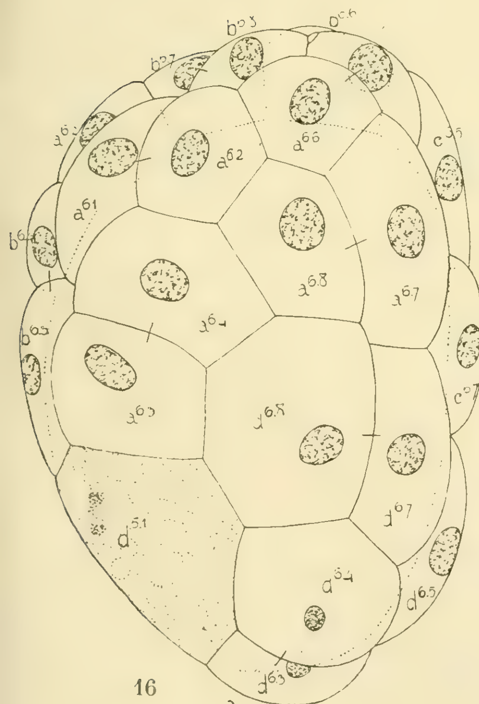
Delsman del.



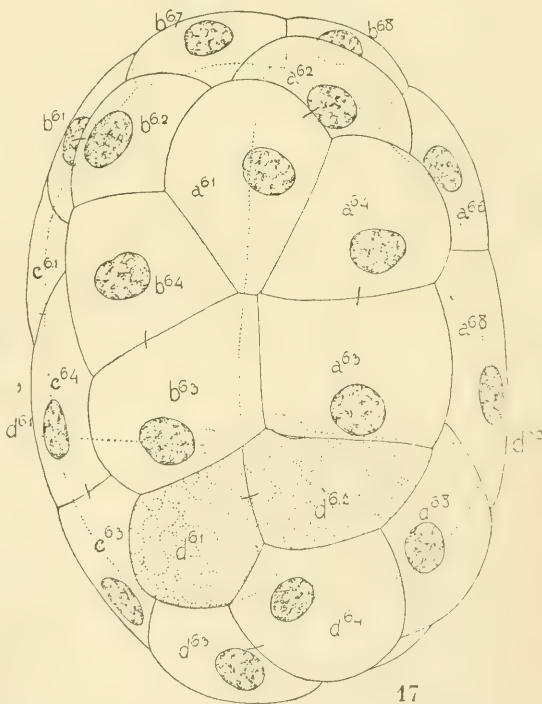
14



15

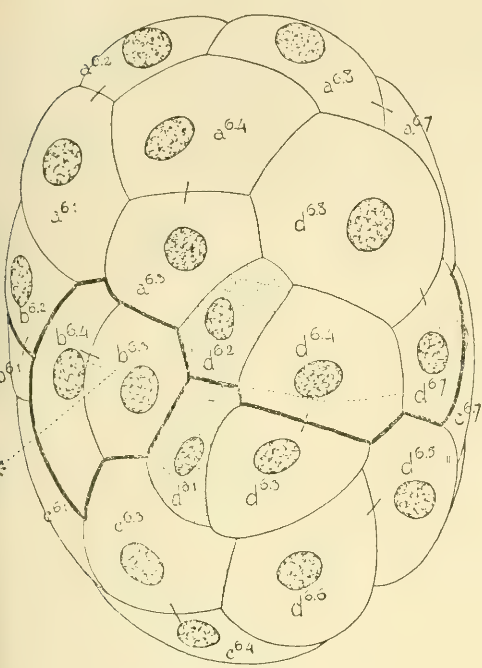


16

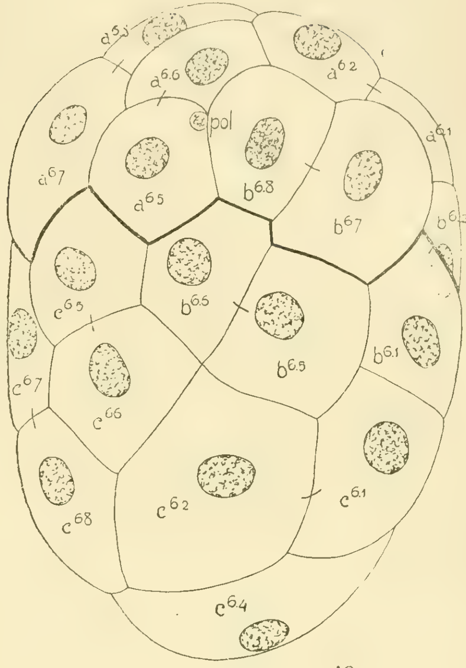


17

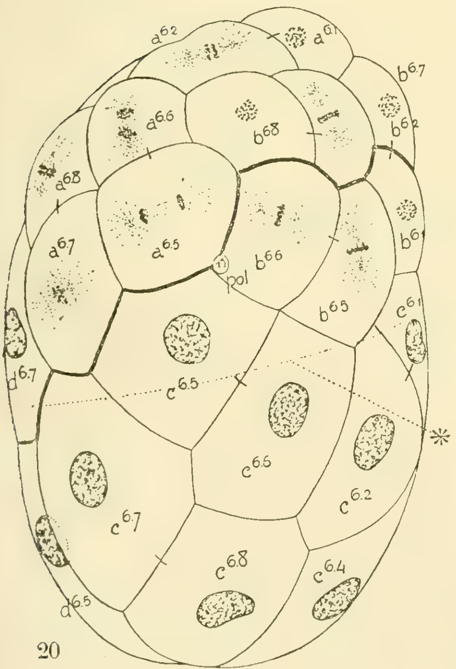
Delsman del.



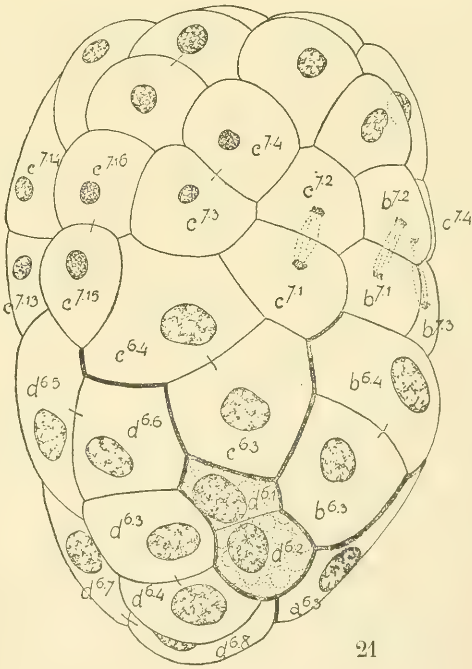
18



19

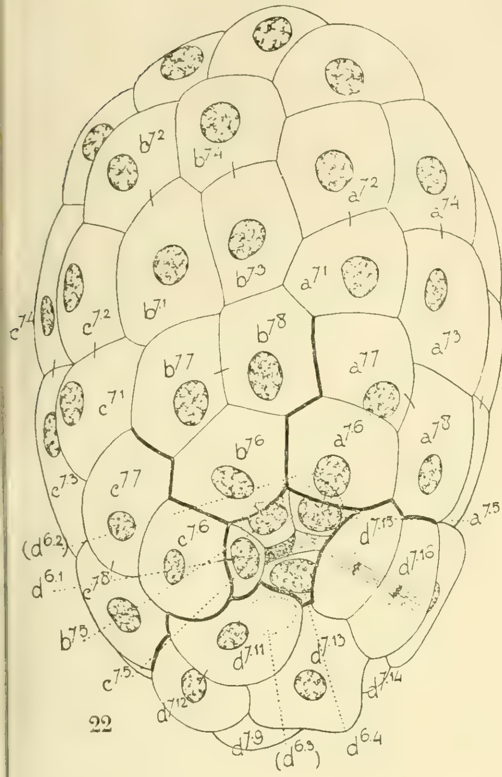


20

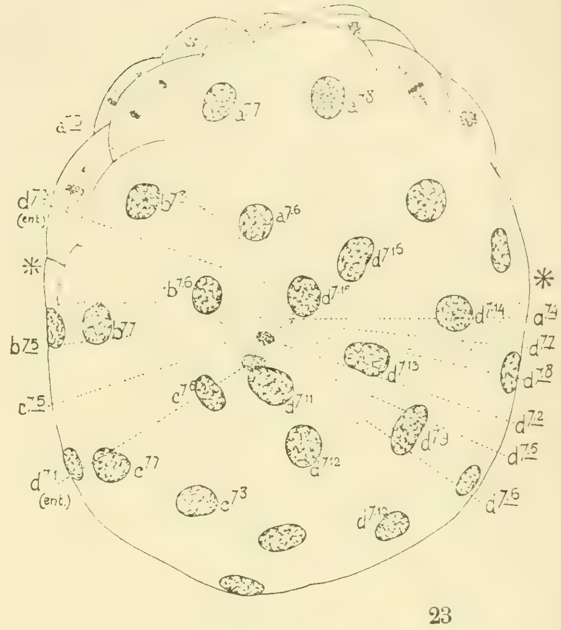


21

Delsman del.



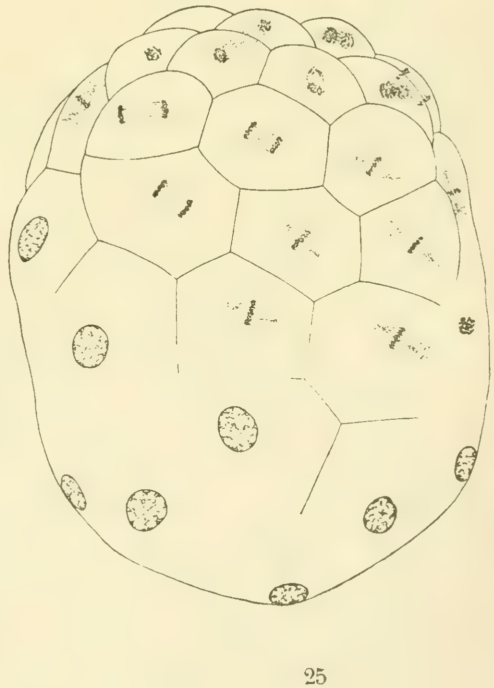
22



23

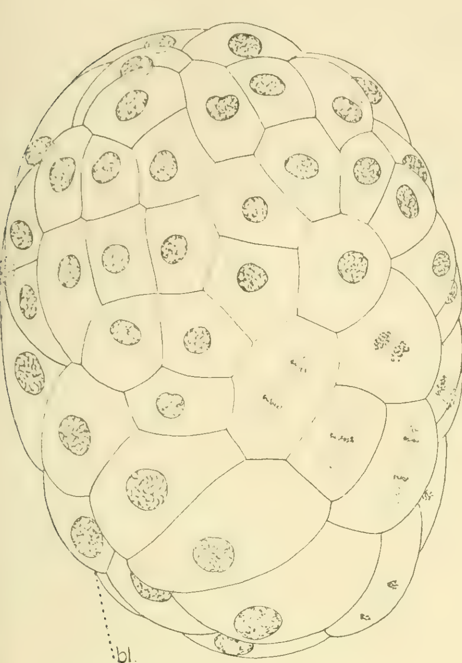


24

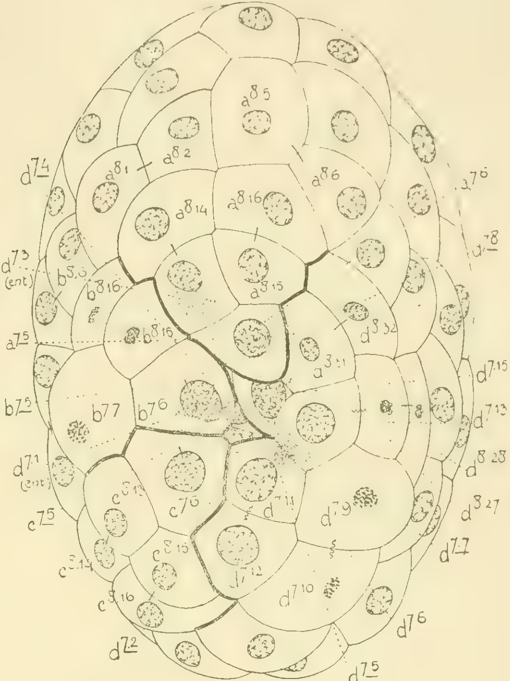


25

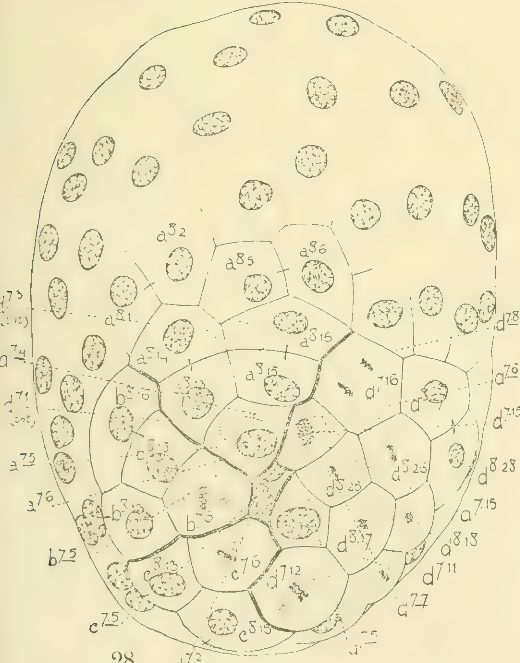
Delsman del.



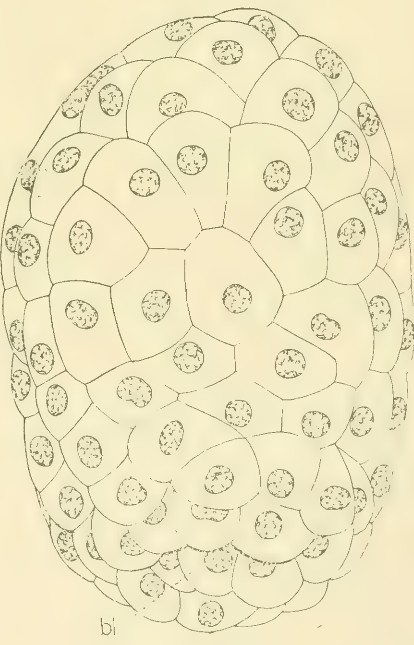
26



27



28



29

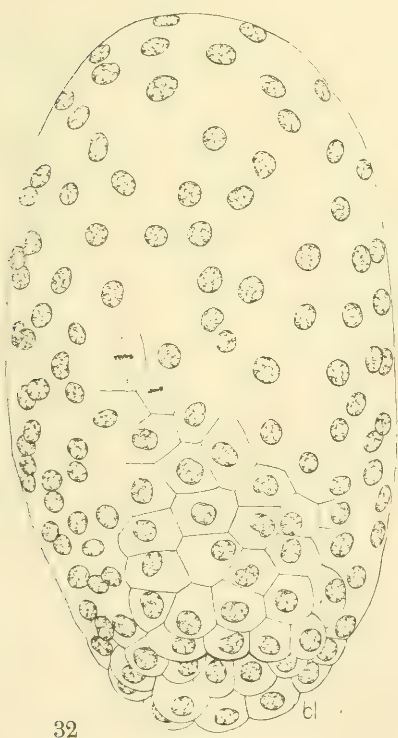
DELSMAN DEL.



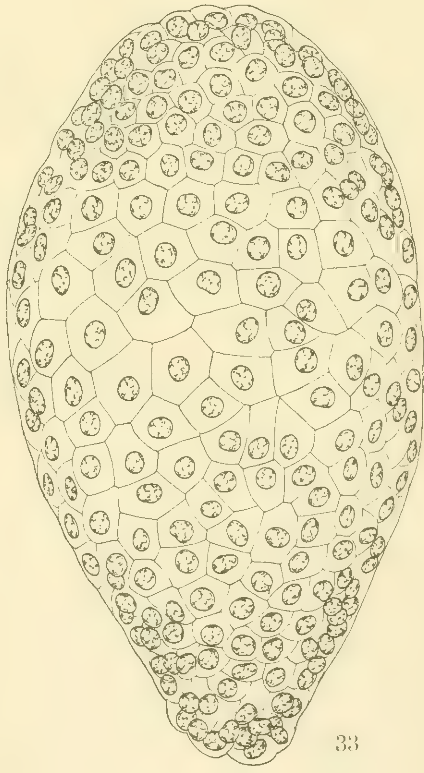
30



31



32

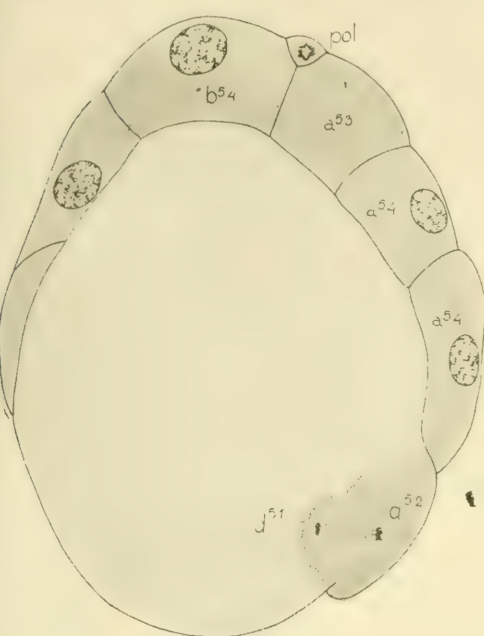


33

Delsman del.



DELSMAN DEL.



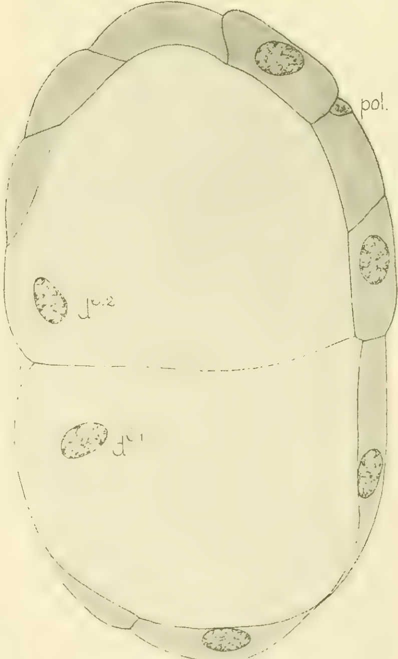
39



40

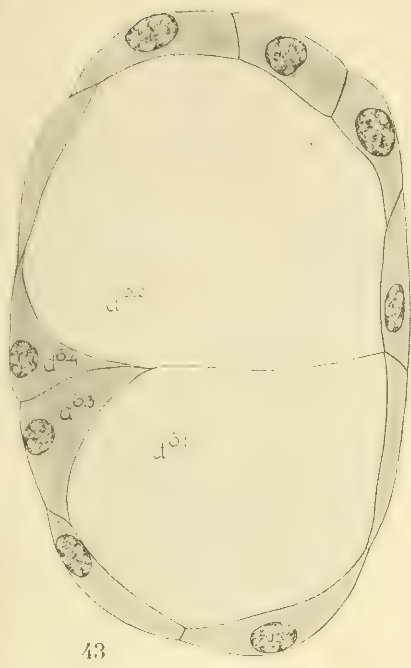


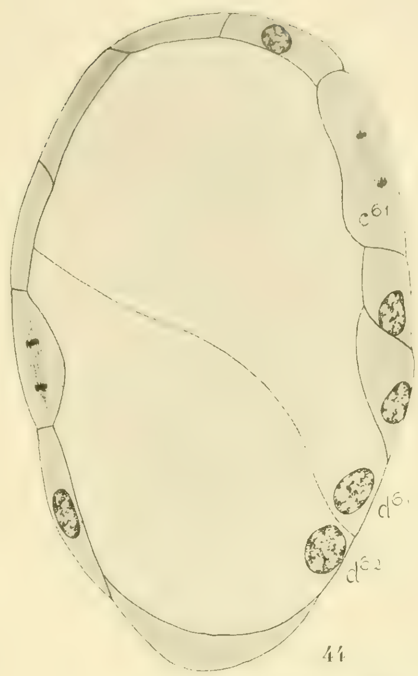
41

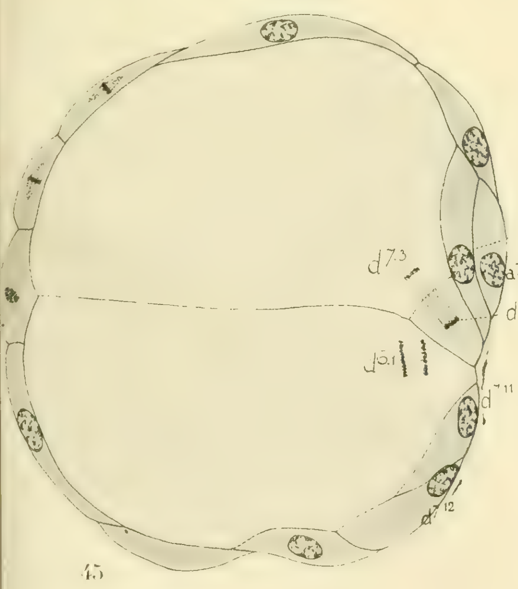


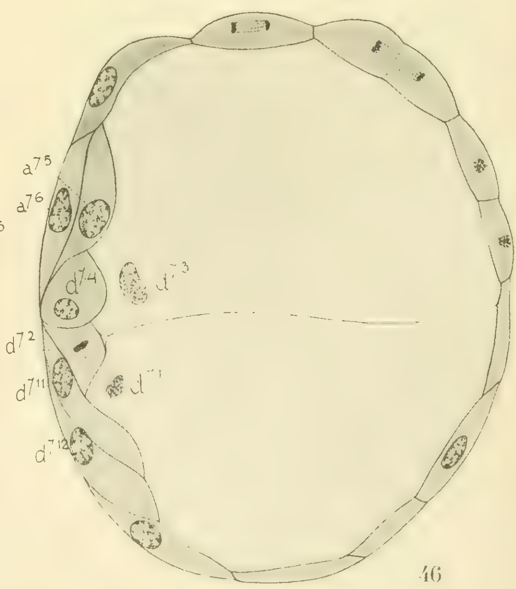
42

Delsman del.

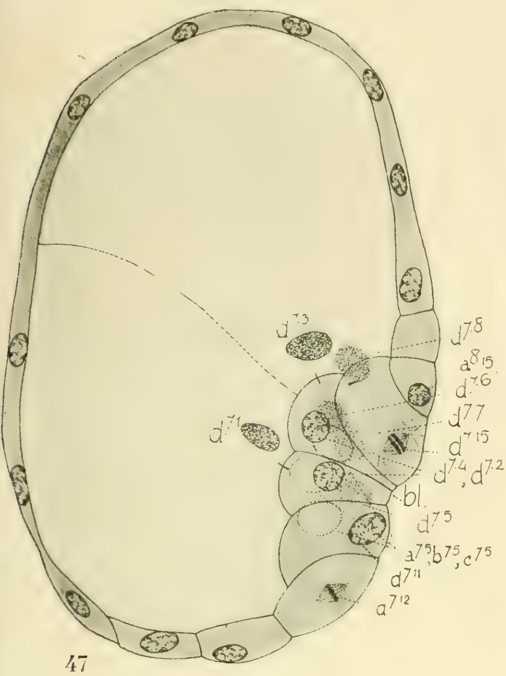

d6.4
d6.3
d6.1
43


c6.1
d6.1
d6.2
44


a7.5
d7.3
a7.6
d7.4
d6.1
d7.11
d7.12
45


a7.5
a7.6
d7.4
d7.3
d7.2
d7.11
d7.12
46

Delsman del.



47



48

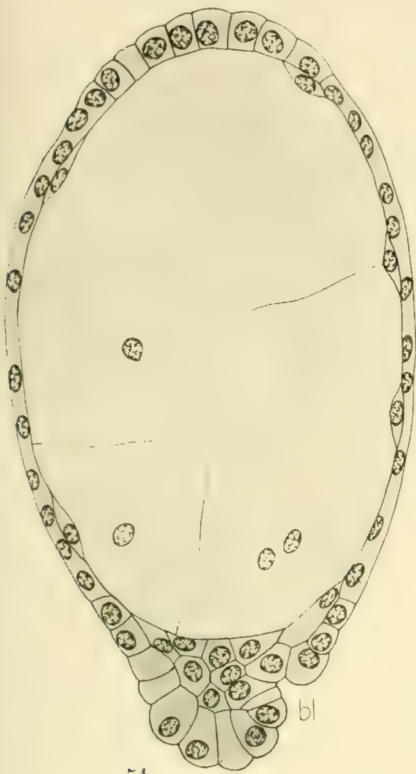


49



50

Delsman del.



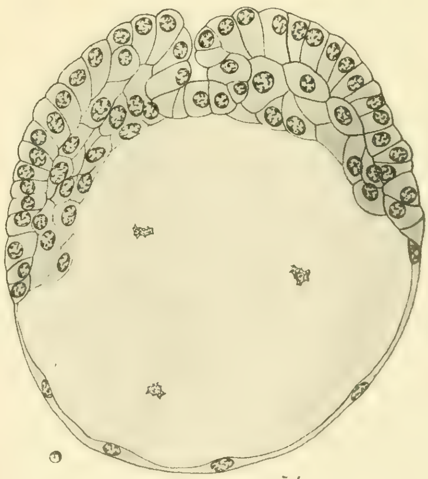
51



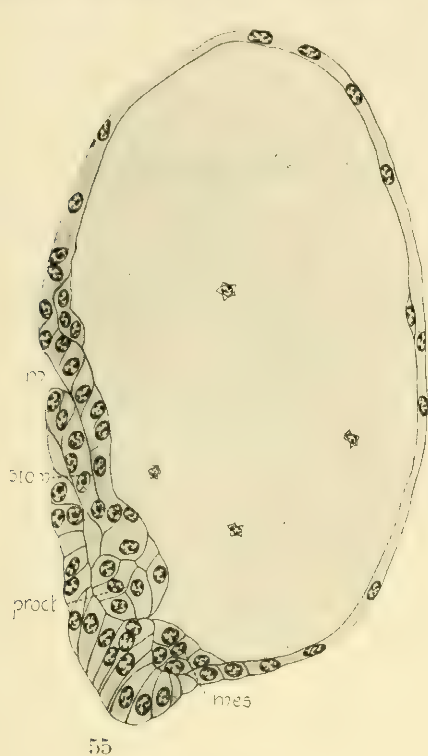
52



53


54

DELSMAN DEL.



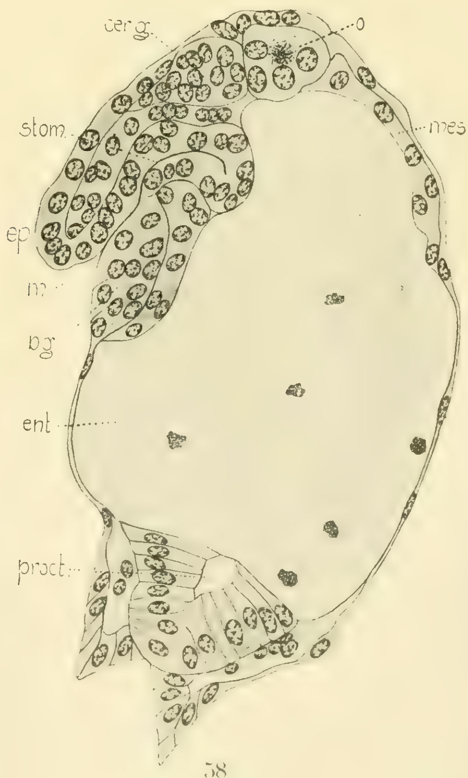
55



56

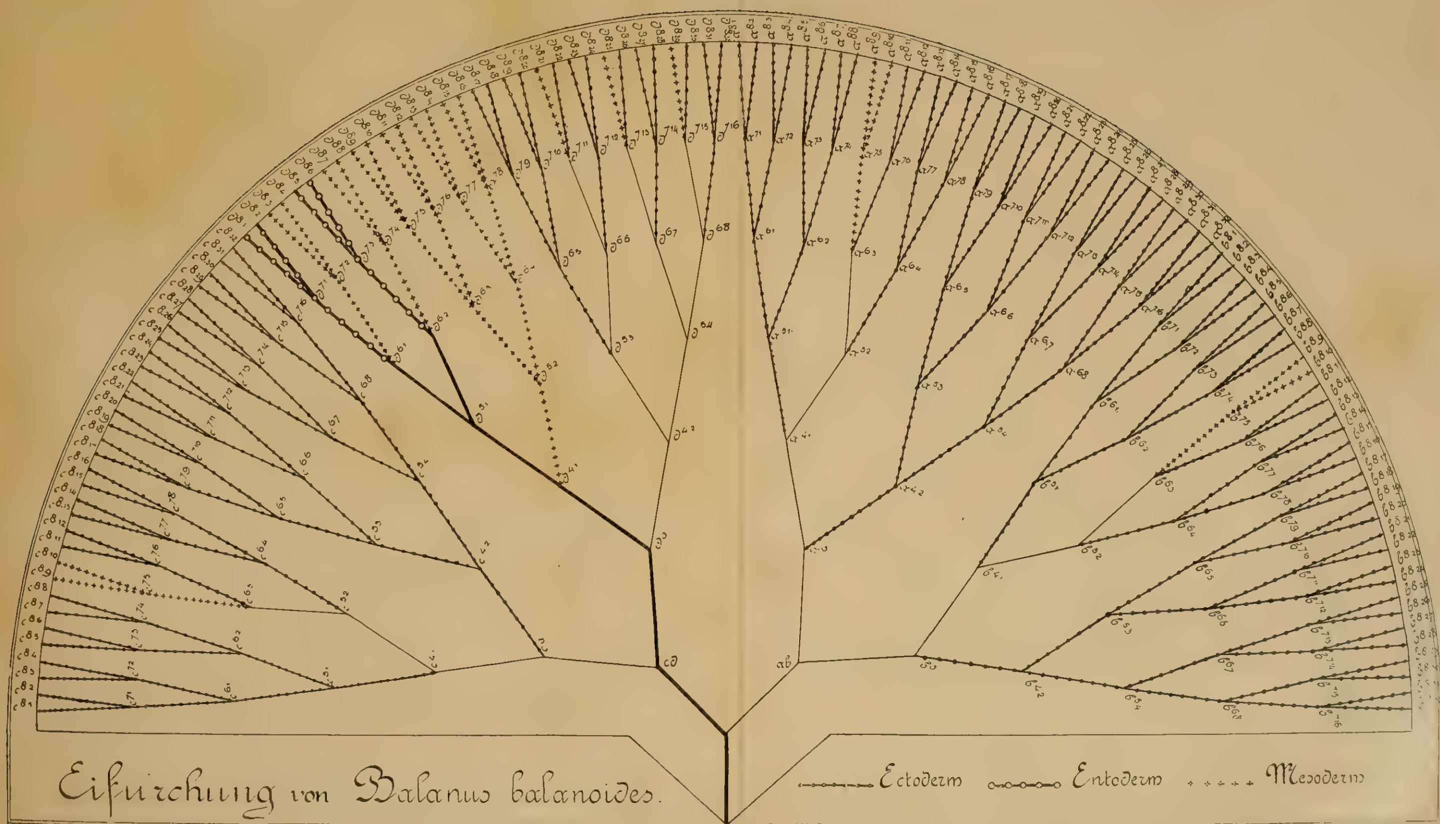


57



58

Delsman del.


Eifurchung von Balanus balanoides.
Ectoderm
Entoderm
Mesoderm
cd
ab

Delsman del.

VERSLAGEN.

GEWONE HUISHOUDELIJKE VERGADERING

Groningen. Zoölogisch Laboratorium. Zaterdag 17 Juni 1916, des namiddags om 3 uur.

Aanwezig de Heeren: SLUITER (Voorzitter), DE BEAUFORT, VAN BEMMELEN, IHLE, VAN KAMPEN, DE LANGE, VAN OORT, REDEKE, VOSMAER, WEBER, VAN WIJHE en de dames: BEKKERING, VAN DER MEULEN en WISSE.

Afwezig met kennisgeving de Heer BOLSIUS.

De voorzitter opent de vergadering en heet de leden welkom. Hij geeft daarna het woord aan den secretaris tot het uitbrengen van het volgend verslag over den toestand der vereeniging.

Jaarverslag van den secretaris.

In de huishoudelijke vergadering, het vorige jaar te Amersfoort gehouden, werd besloten als proefneming het jaarverslag van den secretaris niet meer van 1 Januari tot 31 December, maar van huishoudelijke vergadering tot huishoudelijke vergadering te doen loopen, zoodat het verslag, dat ik thans het genoegen heb aan uwe vergadering uit te brengen, zich uitstrekt van 1 Januari 1915 tot dezen dag.

In de samenstelling van het bestuur kwam geen verandering.

Dat de toestand onzer Vereeniging gunstig genoemd mag worden, blijkt uit het steeds, hoewel langzaam, stijgende aantal leden. 31 December 1914 telde onze Vereeniging 193 leden; op 31 December 1915 was dit getal tot 196 geklommen. In het jaar 1915 traden als nieuwe leden tot onze Vereeniging toe de dames: V. D. HARST, KOKER, SCHONEBOOM, ZERNIKE, JONKER, LÖHNIS, DRIESSEN, V. D. HAAS en de heeren: BOSCHMA, JURRIAANSE, V. SETERS, V. GOOR, HEYMANN en V. SERVELLEN. Door den dood verloren wij in 1915 de leden HUBRECHT, V. DAM en BOLLEMAN V. D. VEEN. De beteekenis van den heer HUBRECHT voor onze Vereeniging werd door den Voorzitter uiteengezet in de vergadering, die 27 Maart te Utrecht gehouden werd, terwijl HUBRECHT door den heer NIERSTRASZ in het Tijdschrift onzer Vereeniging (dl. 14, p. 180—186) herdacht werd. In 1915 hebben 8 dames en heeren voor hun lidmaatschap bedankt en wel de dames FYAN, VIS, DRIESSEN, DE GELDER en de heeren V. RYCKEVORSEL, RISSELADA, ROELANTS en KEER.

In de eerste helft van 1916 mochten wij 17 nieuwe leden winnen, zoodat het aantal leden thans 213 bedraagt, een cijfer, dat echter aan het eind van het jaar door bedanken weer dalen zal. De in 1916 nieuw toegetreden leden zijn de dames: JOUGES, FELTKAMP, DE BOER, WIBAUT,

Kaiser, Vorstman, Kreulen, Pijnacker Hordijk, Bakker en de heeren: Ootmar, v. d. Feen, Resink, v. Hengelaar, Schierbeek, Romijn, Schoor en Nieuwenhuyze.

De vergaderingen werden op de gebruikelijke wijze gehouden. De 1e wetenschappelijke vergadering in 1915 werd 30 Januari te Leiden gehouden, de 2de 27 Maart te Utrecht, in welke vergadering, zooals reeds gezegd is, Prof. Hubrecht door den Voorzitter herdacht werd. De 3de vergadering werd 25 September te Amsterdam gehouden en was gecombineerd met een buitengewone huishoudelijke vergadering, waarin de Vereeniging haar bekrachtiging verleende aan een contract tusschen onze Vereeniging en den Adjunct-Adviseur in Visscherijzaken namens de Regeering, betreffende verhuur van elf inplaats van zes vertrekken in het Zoölogisch Station te Helder door de Vereeniging aan den Staat ten behoeve van het Rijksinstituut voor Visscherijonderzoek. Dit contract werd 16 November 1915 door den Minister van Landbouw goedgekeurd en is afgedrukt op pag. LXXXV—LXXXVI der Verslagen (dl. 14). De 4de wetenschappelijke vergadering had 27 November te Amsterdam plaats.

In 1916 werd de 1e wetenschappelijke vergadering te Amsterdam gehouden, thans niet meer in de kamer van Prof. Weber in het Aquariumgebouw, maar wegens de toenemende belangstelling in de kleine restauratiezaal van het K. Z. Genootschap Natura Artis Magistra, daarvoor welwillend door het Genootschap afgestaan. In deze vergadering werd de Voorzitter aangewezen en bereid gevonden om de Vereeniging te vertegenwoordigen in de Commissie ter voorbereiding van de viering van het 100-jarig bestaan van 's Lands Plantentuin te Buitenzorg. De 2de wetenschappelijke vergadering in 1916 had 25 Maart te Leiden plaats.

Voor de gewone huishoudelijke vergadering kwamen op 27 Juni 1915 slechts een tiental leden te Amersfoort in Hôtel Birkhoven bijeen. In deze vergadering werd de Heer v. Bemmelen als lid der Redactie-commissie voor het Tijdschrift herkozen. In afwijking van den tot nog toe gevolgden regel werden aan het slot dezer vergadering niet de gebruikelijke wetenschappelijke mededeelingen gedaan, maar de Heer Tesch, daartoe door het Bestuur uitgenoodigd, hield een voordracht, waarin hij een samenvattend overzicht gaf van het zoögeographisch vraagstuk der bipolariteit.

Van het Tijdschrift zag de 1e aflevering van deel 14 in Februari, de 2de in Juni 1915 het licht, terwijl het verschijnen van aflevering 3 en 4 dezer dagen te verwachten is. De taak van den secretaris der Redactie-commissie werd vooral door de hulp van het Redactie-lid den heer Loman niet weinig verlicht.

Door de goede zorgen van onzen bibliothecaris verscheen de lijst der »aanwinsten der bibliotheek" voor het tijdvak van 1 Juli 1914 tot 31 December 1915, welke in deze maand aan de leden werd gezonden.

Ten laatste moge nog vermeld worden, dat het Bestuur der Vereeniging in zijn Maart-vergadering van het jaar 1916 besloot aan de leden der Vereeniging, andere belangstellenden en verschillende Genootschappen een circulaire te zenden, waarin om finantiëele steun voor het uitgeven van extra-afleveringen van het Tijdschrift verzocht werd. Door het niet of beperkt verschijnen van vele buitenlandsche tijdschriften wordt nl. aan de Redactie van ons Tijdschrift een bijzonder groot aantal verhandelingen aangeboden, waarvan de publicatie niet kan geschieden zonder buitengewone finantiëele hulpmiddelen. Tal van giften werden reeds door den penningmeester met dank ontvangen, zoodat wij de hoop koesteren, dat de circulaire aan haar doel zal beantwoorden.

Dit verslag geeft geen aanleiding tot opmerkingen en wordt onveranderd vastgesteld.

Vervolgens doet de penningmeester de volgende Rekening en Verantwoording omtrent het door hem in 1915 gevoerde financieele beheer.

Rekening en Verantwoording van den penningmeester.

Ontvangsten.

1.	Batig saldo van 1914 (reserve voor de uitgave van het tijdschrift)	*f* 706.16
2.	Contributie der leden	» 1200.—
3.	Contributie van begunstigers	» 40.—
4.	Bijdragen van particulieren aan het Zoölogisch Station	» 50.—
5.	Rijkssubsidie	» 1500.—
6.	Huur der bovenwoning van het Zoöl. Station	» 107.82
7.	Huur der lokalen bij den Adviseur in gebruik	» 1000.—
8.	Verkoop tijdschrift	» 14.—
9.	Geleverd zoölogisch materiaal	» 834.55
10.	Rente	» 89.63
11.	Baten van het Zoöl. Station	» 30.—
12.	Terugontvangen voor te veel gegeven voor exploitatie Zoöl. Station	» 129.68
		f 5701.84

Uitgaven.

1.	Rente en aflossing:		
	A. der leening 1889	*f* 343.75	
	B. » » 1895	» 331.25	*f* 675.—
2.	Exploitatie van het Zoölogisch Station		» 3064.55
3.	Bibliotheek		» 347.70
4.	Onkosten		» 115.85
5.	Tijdschrift		» —.—
6.	Verschotten van bestuursleden		» 116.81⁵
7.	Drukwerk		» 24.30
8.	Toelage van den Directeur van het Zoöl. Station		» 225.—
9.	Bijdrage voor het Pensioenfonds		» 100.—
10.	Saldo (reserve voor de uitgave van het Tijdschrift)		» 1032.62⁵
			f 5701.84

Deze Rekening en Verantwoording is door de Commissie, bestaande uit Mejuffrouw VAN HERWERDEN en den Heer RINGER, onderzocht en goedgekeurd. De voorzitter dankt de Commissie en stelt de vergadering voor de rekening eveneens goed te keuren en den penningmeester onder dankzegging te dechargeeren. Conform dit voorstel wordt besloten.

Daarna dient de penningmeester de volgende ontwerp-begrooting in voor het jaar 1917.

Begrooting voor het jaar 1917.

Ontvangsten.

1.	Saldo	Pro mem.
2.	Contributie van 200 leden	*f* 1200.—
3.	Bijdragen van particulieren voor het Zoöl. Station	» 40.—
4.	Contributie van begunstigers	» 50.—
5.	Rijkssubsidie	» 1500.—
6.	Huur der lokalen in het Zoöl. Station	» 1500.—
7.	Geleverd zoölogisch materiaal	» 300.—
8.	Verkoop Tijdschrift	» 100.—
9.	Rente	» 80.—
10.	Baten Zoöl. Station	» 50.—
		f 4820.—

Uitgaven.

1.	Rente en aflossing:		
	A. leening 1889	*f* 331.25	
	B. » 1895	» 318.75	*f* 650.—
2.	Exploitatie Zoöl. Station		» 2450.—
3.	Bibliotheek		» 350.—
4.	Onkosten		» 100.—
5.	Tijdschrift		» 350.—
6.	Verschotten van Bestuursleden		» 150.—
7.	Drukwerk		» 50.—
8.	Toelage Directeur (vergoeding voor woninghuur)		» 600.—
9,	Pensioenfonds		» 100.—
10.	Onvoorziene uitgaven		» 20.—
			f 4820.—

Ook deze begrooting wordt door de vergadering goedgekeurd.

Hierna brengt de Directeur van het Zoölogisch Station verslag uit over den toestand dezer instelling in 1915.

Verslag over den toestand van het Zoölogisch Station in 1915.

Het afgeloopen jaar kenmerkte zich door een belangrijke wijziging in de inrichting van het Zoölogisch Station, welke samenhing met de reeds door onzen Secretaris in zijn verslag gememoreerde uitbreiding van de diensten, die de Nederlandsche Dierkundige Vereeniging en de Staat elkaar wederkeerig bewijzen, door een deel van het Station te bestemmen voor van rijkswege ingestelde wetenschappelijke onderzoekingen in het belang der visscherij.

Het is U allen bekend, dat deze onderzoekingen zijn opgedragen aan het in 1912 opgerichte en in Haarlem gevestigde Rijksinstituut voor Visscherijonderzoek, waarvan wijlen dr. HOEK de Directeur was. Na zijn dood heeft het een punt van overweging uitgemaakt, of het wellicht aanbeveling zoude verdienen het Instituut van uit Haarlem naar een meer centraal gelegen academiestad over te brengen, met behoud van het

Heldersche biologische laboratorium als filiaalinrichting. Het uitbreken van den Europeeschen oorlog, die in alle richtingen tot bezuiniging dwong, heeft echter de verwezenlijking ook van dat plan onmogelijk gemaakt, met het gevolg, dat de Minister van Landbouw, Nijverheid en Handel besliste, dat het Bureau van het Rijksinstituut van Haarlem naar den Helder zou worden overgebracht.

De daarvoor benoodigde ruimte werd, zooals U bekend is, in het Zoölogisch Station gevonden door uitbreiding van de aan het Rijk in huur afgestane lokaliteiten. Deze uitbreiding was mogelijk, doordat de in het Station gelegen Directeurswoning werd ontruimd en de dientengevolge vrijgekomen vertrekken werden ingericht voor Directeurskamer, bureau, laboratorium en woning van den inwonenden bediende van het Instituut.

Voor de vereeniging heeft deze verandering bovendien nog het voordeel, dat tot de reeds langen tijd noodzakelijk gebleken vergrooting van de bibliotheek kon worden overgegaan, door daarvoor de vroegere kamers van den Directeur in gebruik te nemen, terwijl het aantal werkkamers met twee werd uitgebreid, in een waarvan de verzameling der in den loop der jaren bijeengebrachte dieren en planten van onze kust en de Noordzee kan worden opgesteld.

In byzonderheden heeft de inwendige verbouwing, die voor de nieuwe inrichting noodzakelijk was, bestaan in de navolgende werkzaamheden. Tusschen het reeds bestaande laboratorium en de voormalige directeurswoning is een verbinding met portaal tot stand gebracht, de keuken en bijkeuken zijn herschapen in een woonkamer en keuken voor den bediende. Enkele der vroegere woonvertrekken zijn opnieuw geschilderd en behangen, eveneens de vroegere directeurskamer en, waar het noodig was, werden gas- en waterleiding uitgebreid of nieuw aangelegd.

Aan de buitenzijde moest het gebouw geheel geschilderd en opnieuw gesilikaat worden; voorts was een vernieuwing van balustrade en vloer van het balkon noodzakelijk en daar ook het dak verschillende reparaties had te ondergaan, waren de kosten voor onderhoud van het gebouw in het afgeloopen jaar begrijpelijkerwijs buitengewoon hoog. Toch kon, vooral dank zij de talrijke leveringen van materiaal voor onderzoek, tengevolge waarvan ruim *f* 600.— meer beschikbaar was dan aanvankelijk geraamd werd, een goed deel der gemaakte onkosten op den dienst van 1915 worden afbetaald, zonder dat er een extra krediet behoefde te worden aangevraagd. En bij zuinig beheer, hoop ik het nog resteerende deel der diverse rekeningen met de in het loopende jaar ter beschikking staande gelden te kunnen afbetalen.

Van de motorvlet werd in het afgeloopen jaar geregeld gebruik gemaakt en zij voldeed in alle opzichten aan de gestelde eischen. De zeewaterleiding in het aquarium werd gedeeltelijk vernieuwd en het aquarium zelf opnieuw geverfd. Motor en pomp bleven goed functionneeren.

De overige inventaris werd uitgebreid met een boekenkast voor de directeurskamer, een paar kaartenkasten en nieuwe gordijnen in de bibliotheek, terwijl voor zooveel noodig, de voorraad alkohol en chemicaliën op de gebruikelijke wijze werd aangevuld.

Vermeld dient nog, dat de oude en langzamerhand zeer bouwvallig geworden keet, overblijfsel van het voormalige verplaatsbare houten station, die sedert de stichting van het steenen gebouw in 1889 op het terrein stond, en als werkplaats en bergplaats dienst deed, gesloopt is. Van de nog bruikbare onderdeelen is op een ander gedeelte van het terrein een zeer geschikt, doch eenigszins kleiner loodsje in elkaar ge-

timmerd, terwijl op de vrijgekomen ruimte een vergrooting der oude bergplaats voor netten en instrumenten van het Rijksinstituut is verrezen in den vorm van een flink, uit baksteenen opgetrokken gebouwtje, dat zich in kleur en vorm heel goed bij het Station aansluit.

Het aantal laboranten was in het afgeloopen jaar niet groot, bedroeg slechts 7. Dit geringe bezoek is ongetwijfeld voor een groot deel toe te schrijven aan de omstandigheid, dat de gewone subsidie voor de laboranten in 1915 niet werd uitgekeerd. Het is mij niet bekend, waarom dit niet geschied is, doch ik meen goed te doen met erop te wijzen, dat dit naar mij voorkomt een ongewenschte en zelfs nadeelige zuinigheidsmaatregel is. Wie toch worden er op de eerste plaats door getroffen? De studenten in de plant- en dierkunde onzer universiteiten, bij wie het in den loop der jaren een zeer prijzenswaardige gewoonte was geworden, om voor korter of langer tijd in ons Station te komen werken, teneinde hun kennis op een zeer belangrijk onderdeel hunner wetenschap uit te breiden. Meer en meer plegen de jongere bezoekers en bezoeksters zich den in Den Helder doorgebrachten tijd ten nutte te maken, door de levende dieren en planten onzer kust in hun natuurlijke omgeving te bestudeeren. Wel is hiervan het gevolg geweest, dat het aantal van hen, die belangrijke, nieuwe onderzoekingen kwamen verrichten, langzamerhand is afgenomen, maar daartegenover staat het verblijdende feit, dat ons Station naast de vroegere een nieuwe functie heeft verkregen, een functie waaraan het zich als alle levende organismen en instellingen in zekeren zin heeft aangepast en waarvoor het, meen ik, uitstekend is ingericht. Deze functie is het aanvullend werkzaam zijn bij het biologische hooger onderwijs. En ik mag niet nalaten er hier uwe aandacht op te vestigen, dat met het niet-verstrekken der overigens niet eens zoo heel groote subsidie, dat onderwijs zelf in mijn oog eenigszins te kort wordt gedaan en de hoop uit te spreken, dat de „bevoegde autoriteiten" stappen zullen doen, om binnenkort weer tot uitkeering der bedoelde subsidie te geraken.

Doch om op onze laboranten in 1915 terug te komen. Van 2—18 Juli vertoefde de heer W. H. van Seters, biol. cand. der Leidsche Hoogeschool in het Station en hield zich onledig met een algemeen overzicht der Heldersche fauna. Dr. J. C. C. Loman, Amsterdam, bezocht ons eveneens in Juli en zette zijn onderzoekingen over den bouw der excretieorganen bij Pantopoden voort. De heer dr. A. B. van Deinse, Rotterdam, kwam van 19—31 Juli voor litteratuur-studie in onze bibliotheek. Van 5—14 Augustus vertoefde de heer Boschma uit Amsterdam in het Station en werkte er algemeen faunistisch, terwijl de dames M. P. Löhnis en F. M. Beucker Andreae ons in de eerste helft van September bezochten en zich toelegden op een onderzoek van het plankton der reede.

De heer J. van Servellen eindelijk was met verschillende onderbrekingen in de maanden September—December werkzaam op het Station ten einde zich met onderzoek van wieren en verschillende lagere diergroepen bezig te houden.

Bovendien bracht ons de heer dr. Paul van Oye, thans in Ned. Indië, die van 18—22 Januari in het Station kwam, een kort bezoek om zich in het Rijksinstituut te orienteeren over enkele methoden, die bij het wetenschappelijk visscherij-onderzoek worden toegepast. Met gelijk doel hield zich in September ook de heer dr. K. Kuiper in het Station op.

Tot hen die meer onafgebroken in het Station werkzaam waren, be-

hoorden in 1915 dr. TESCH, die echter in Mei zijn werkkring verwisselde met dien van conservator bij het Museum voor Nat. Hist. te Leiden; mejuffr. DE LINT, die van Haarlem overgeplaatst werd, de heer VAN GOOR, opvolger van dr. TESCH, als eerste biologische assistent aan het Rijksinstituut en de ondergeteekende.

Het vertrek van dr. TESCH, die sedert 16 Maart 1908 als eerste biologische assistent aan het Rijksinstituut verbonden was en mij gedurende al dien tijd als assistent-directeur van het Station trouw heeft bijgestaan, is een verlies voor de Vereeniging geweest. Zijn groote faunistische kennis is allen laboranten, die gedurende de laatste jaren bij ons werkzaam waren, in meerdere of mindere mate ten goede gekomen en bij de bewerking der vervolglijsten van onzen katalogus heeft hij bij herhaling goede diensten bewezen.

Zijn opvolger, de heer VAN GOOR, hield zich in het afgeloopen jaar behalve met verschillende onderzoekingen in het belang der visscherijen, ook onledig met een studie van de kerndeeling bij *Noctiluca* en met een meer stelselmatige bewerking van de bij Helder voorkomende Algen.

Mejuffrouw DE LINT heeft na het vertrek van dr. TESCH op zich genomen mij behulpzaam te zijn bij het beheer der bibliotheek en zette haar onderzoekingen over het zoetwaterplankton in Nederland voort.

Ikzelf heb mij ten slotte in het afgeloopen jaar slechts weinig met ander werk dan mijn ambtsbezigheden kunnen bezighouden en bepaalde mij in hoofdzaak tot het verzamelen van verder materiaal voor mijn visschenboek.

De bedienden vervulden over het geheel genomen in het afgeloopen jaar naar behooren hun plicht.

De verzending van zoölogisch en botanisch materiaal voor onderzoek heeft, zooals ik reeds zeide, in 1915 op byzonder ruime schaal plaats gehad. Zoo ontvingen:

Professor VOSMAER, Leiden: 431 stuks haaien, 2 Cyclopterus, 7 Zeus faber, 1 Lophius, 100 stuks Mya, 4 Chiton, 1 Phocaena, 20 stuks Parechinus, 2 Loligo, 1 Aurelia (levend), 1 Syngnathus, 1 dozijn Littorina, 2 buizen Balanus en 1 buis parasitische Copepoden.

Professor VAN BEMMELEN, Groningen: 28 stuks jonge kabeljauwen, 21 haaien, 1 stuk walvischbaard, 4 roggen, 6 stuks Echiurus, een collectie visschen en diverse zendingen lagere dieren.

Professor SLUITER, Amsterdam: 3 haaien, 1 Eledone, 4 Sepia's, 50 zeesterren, 13 zeemuizen en 2 buizen met Decapodenlarven.

Professor JELGERSMA, Leiden: 4 stuks Phocaena.

Het Rijksmuseum voor natuurlijke Historie, Leiden: een collectie visschen en diverse zendingen lagere dieren.

Natura Artis Magistra, Amsterdam: diverse zendingen lagere dieren.

Het Instituut voor Hersenonderzoek, Amsterdam: 1 Phocaena.

De Hortus Botanicus, Amsterdam: 1 mand zeewieren.

» » » , Utrecht: 2 manden idem.

De heer HOOGENRAAD, Deventer: diverse inktvisschen.

Dr. PEETERS, Amsterdam: een collectie diverse lagere dieren en een Acanthias.

Dr. TEN DOESSCHATE, Utrecht: een partij koppen van Ansjovis.

Mej. dr. VAN HERWERDEN, Utrecht: 25 stuks Parechinus.

Mej. SABRON, Utrecht: 5 buisjes met Pantopoden.

Professor JONKER, Delft: 1 Loligo.

Professor BONNEMA, Groningen: eenige buizen met Ostracoden.

Dr. WEEVERS, Amersfoort: 1 mand zeewieren.
Dr. DELSMAN, Leiden: een collectie viscbeieren.
De heer ARENDSEN HEIN, Utrecht: 60 meelwormen.
De heer SWART, Maastricht: 1 Acanthias.

Omtrent de geldmiddelen kan nog worden medegedeeld, dat de uitgaven in 1915 *f* 3064.55 hebben bedragen. Deze post komt als geheel voor op de rekening en verantwoording van den penningmeester der vereeniging, die reeds een onderwerp Uwer besprekingen heeft uitgemaakt. Om te kunnen beoordeelen, welk gebruik van het genoemde bedrag is gemaakt, laat ik hier een overzicht volgen van de voor de exploitatie in 1915 gedane uitgaven:

A. Gebouw en terrein	*f*	988.64[5]
B. Aquarium en vlet	»	42.27[5]
C. Ameublement	»	209.65
D. Overige inventaris	»	23.33
E. Alkohol en andere chemicaliën	»	47.79[5]
F. Zoölogisch materiaal	»	279.85[5]
G. Exploitatie in engeren zin	»	388.26[5]
H. Schrijfbehoeften	»	21.37[5]
I. Dienstpersoneel	»	841.50
K. Grondlasten enz.	»	92.18
Restitutie aan den Penningmeester voor te veel ontvangen op dienst 1915	»	129.68
Totaal	*f*	3064.55

De voorzitter dankt den Directeur van het Zoölogisch Station voor het uitgebrachte verslag. Het financiëel beheer van den Directeur van het Zoölogisch Station over 1915 is evenals dat van den penningmeester door de Commissie, bestaande uit Mejuffrouw VAN HERWERDEN en den Heer RINGER, onderzocht en accoord bevonden, waarom de Voorzitter voorstelt den Heer REDEKE onder dankzegging te dechargeeren.

Vervolgens komt de uitloting van een aandeel in elk der beide geldleeningen aan de orde. Van de aandeelen in de leening van 1889, aangegaan ten behoeve van den bouw van het Zoölogisch Station, wordt N°. 23 (staande op naam van de erven van den Heer Mr. H. L. A. OBREEN, Leiden), van die in de leening van 1894, gesloten voor de vergrooting van het Zoölogisch Station, wordt N°. 4 (staande op naam van Mr. J. E. HENNY, 's Gravenhage) uitgeloot.

Vervolgens geschiedt de verkiezing van een voorziter en een ondervoorzitter, resp. inplaats van de Heeren SLUITER en VOSMAER, die aan de beurt van aftreden zijn. Beide heeren worden als zoodanig herkozen en, ter vergadering aanwezig, verklaren zij zich bereid hun herbenoeming aan te nemen.

Op voorstel van den voorzitter worden de Heeren BOLSIUS en ROMIJN benoemd tot leden der commissie, belast met het nazien der rekening en verantwoording van den penningmeester en van den directeur van het Zoölogisch Station.

Daarna komt de vaststelling van de plaats van samenkomst der volgende huishoudelijke vergadering ter sprake. De Voorzitter stelt voor het volgend jaar in Oisterwijk samen te komen en daaraan een excursie naar de vennen te verbinden, zoodat dan Zaterdag de vergadering en Zondag de excursie gehouden wordt. Dit voorstel wordt aangenomen. De voor-

zitter stelt voor Dr. J. TH. OUDEMANS te verzoeken de leiding op zich te nemen, terwijl de Heer WEBER het wenschelijk acht ook Dr. J. LORIÉ uit te noodigen de avond vóór de excursie een inleidende voordracht te houden.

Daarna deelt de voorzitter mede, dat het Bestuur een circulaire ontving voor het oprichten van een „HEIMANS-stichting, ter bevordering van Natuurhistorische studie bij het Nederlandsche volk en in het bijzonder bij de jeugd". De voorzitter zegt, dat hij in overleg met den secretaris de commissie van de HEIMANS-stichting gemachtigd heeft den naam der Dierkundige Vereeniging te plaatsen onder een oproeping om steun, die op ruime schaal zal verspreid worden. De vergadering verleent hieraan hare sanctie.

Verder wordt de aanvrage om finantiëele steun van het »Comité ter bestudeering van de Molluskenfauna van Nederland" besproken. De Voorzitter stelt aan de vergadering voor voorloopig een bedrag van *f* 25.— beschikbaar te stellen, zonder dat de Vereeniging zich tot een vaste jaarlijksche bijdrage verbindt. Dit voorstel wordt aangenomen. Op verzoek van den Heer REDEKE zal aan het genoemde comité meegedeeld worden, dat er prijs op gesteld zal worden, wanneer meervoudige doubletten in overleg met den Directeur van het Zoölogisch Station afgestaan worden aan de verzameling der Vereeniging.

Ten laatste leest de voorzitter een brief voor van den heer RESINK, waarin deze voorstelt eens per jaar samen te komen voor de bespreking van een vraagstuk van algemeenen aard, dat door verschillende personen van verschillende zijden behandeld zou kunnen worden. Wanneer het onderwerp een jaar van te voren vastgesteld wordt, kan zoo'n bijeenkomst met hare debatten zeer vruchtbaar zijn.

Na eenige discussie wordt in principe besloten de huishoudelijke vergadering met hare excursie onveranderd te laten, maar een proef te nemen om op een Zondag, volgende op een gewone wetenschappelijke vergadering, een bijeenkomst te houden, waarin één spreker zal uitgenoodigd worden een bepaald onderwerp in te leiden. Wanneer dit onderwerp van algemeenen aard is en lang van te voren is aangekondigd, dan mag men in zoo'n bijeenkomst een interessante discussie verwachten. De voordracht zelf kan dan 's ochtends gehouden worden vóór de lunch, terwijl in de namiddag de gelegenheid tot discussie gegeven zal worden. De nadere regeling wordt echter aan het Bestuur overgelaten.

Daarna sluit de voorzitter de vergadering, waarna een bezoek gebracht werd aan de oudheidkundige afdeeling van het museum te Groningen onder leiding van Dr. A. E. VAN GIFFEN.

Des avonds 8 uur hield Dr. A. E. VAN GIFFEN in het Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Groningen de volgende voordracht ter inleiding van de op de volgende dag gehouden excursie.

Over terpen in Groningen en Friesland.

Na enkele inleidende opmerkingen, begon spreker voorop te stellen, wat men onder terpen had te verstaan.

Resumeerend kan het betoog, dat vooral diende de aanwezigen, in verband met de op den volgenden dag te houden excursie, omtrent de verschillende vragen, die zich zooal bij de bestudeering der terpen voordoen, te orienteeren, ongeveer aldus worden samengevat.

Reeds geruimen tijd mag het als een lang bewezen waarheid gelden,

dat de terpen, die in de provincie Groningen wierden worden geheeten, van enkele d.A. tot meerdere H.A. groote en tusschen 1 en 10 M. hooge, kunstmatige heuvels in de kleistreken zijn. Langzamerhand uit de onmiddellijke omgeving door menschen opgeworpen, ten deele ook door de onverbruikte afvalsproducten van mensch en dier verhoogd en aangevuld, verbergen zij in haren schoot de overblijfselen van de oudste beschaving der kleistreken. Hare bestemming de kust- en oeverbewoners bij hoogere waterstanden te beveiligen blijkt op zeer verschillende wijzen.

Kan reeds uit de verspreiding en den vorm worden afgeleid, dat de terpen in den strijd tusschen onze voorouders en het water oorspronkelijk dien rol vervulden, welke later door de dijken werd overgenomen, de oudste berichten omtrent het terpengebied bevestigen die conclusie volkomen.

Nadere bestudeering naar vorm en ligging wijst uit, dat de kustlanden oostelijk van de Noordzee, tusschen België en Denemarken, het terpengebied bij uitnemendheid vormen. Overigens komen dergelijke heuvels in de Betuwe onder den naam van »woerden" voor, terwijl de kleistreken van Lincolnshire eveneens terpen schijnen te beziten.

Van Friesland uit naar het zuiden plots, naar het oosten en noorden meer geleidelijk in grootte en dichtheid van verspreiding afnemend, doen de terpen zich eenerzijds voor als grootere zacht glooiende *woon*heuvels met ten gevolge van stormvloeden soms snel oploopende noord-westelijke en daarentegen geleidelijk afloopende zuid-oostelijke helling, anderzijds als kleinere steile *vlucht*heuvels. Deze laatste zijn zelfs karakteristiek voor Zeeland, waar zij »bergen" of »hillen" heeten.

Het reeds genoemde verband tusschen terp en dijk wordt vooral duidelijk, in zooverre uit de verspreiding blijkt, dat de terpen in het algemeen binnen of in de dijken zijn gelegen, waar zij te samen voorkomen. Ontbreekt daarentegen een van beiden, dan beveiligen slechts terpen den kustbewoner bij hoogere waterstanden. Zulks is o. a. nog het geval op de Halligen en enkele onbedijkte gedeelten der Sleeswijksche kust.

Een en ander verder uitwerkend en met de berichten der Ouden in verband brengende, wordt het aannemelijk:

1) dat de terpgeschiedenis aan die der dijken voorafgaat en eene oudere phase in den worstelstrijd van den kust- of oeverbewoner tegen het water representeert;
2) dat de aanvangsstadiën der terpen moeten worden gezocht in het meer centrale terpengebied of wel speciaal in de rustende woonheuvels van Friesland, westelijk en zuidelijk van de voormalige Middelzee, terwijl de terpen op de onbedijkte Halligen nog haar oorspronkelijk karakter bezitten en dus ook nog tot in onze dagen worden aangelegd;
3) dat de omgeving der passieve terpen in vergelijking met die der Halligenterpen ten opzichte van de vloedhoogten der naburige zee veranderingen heeft ondergaan, wijzende op verlaging van het oudere terpengebied;
4) dat de vluchtheuvels over het geheel meer aan de uiteinden van het langgerekte terpengebied voorkomen en overigens meer buitenwaarts dan de woonheuvels zijn gelegen, wanneer, zooals bijv. in de provincie Groningen beide terpvormen naast elkaar voorkomen;
5) dat *Plinius*-secundus voor het eerst eene beschrijving over Cauchische kustbewoners heeft gegeven, die onafwijsbaar op terpen in een onbedijkt kustgebied slaat, terwijl de Chroniek-schrijvers van terpbouw in de 7de eeuw gewagen, zoodat de thans rustende terpen blijkbaar in

de eerste helft onzer jaartelling een rol speelden en wel in een gebied, dat naar de oudste berichten vooral Friezen, Cauchen en Saksers, doch verder ook Maresaten, Kaninefaten en Sturii ten woonplaats strekte.

Sedert de afgraving der rustende terpen zijn tal van voorwerpen voor den dag gekomen, die een beeld van den vroegeren kleibewoner kunnen geven. Tal van plaatjes droegen er toe bij de gegeven voorstelling te verduidelijken en tal van voorwerpen, de meest verschillende industriereeksen op gebied van landbouw, veeteelt, textielnijverheid, jacht, vischvangst enz. betreffende, gaven een aanschouwelijk beeld van het doen en laten van den voormaligen terpbewoner.

Daarbij speelde wel is waar de ceramiek de hoofdrol, doch ook andere voorwerpen van dagelijksch gebruik werden in voldoende mate geïllustreerd om den terpbewoner als deel uitmakend van eene over het geheel vreedzame, vooral veeteelt beoefenende bevolking te doen kennen.

Een en ander bevestigde, dat de cultuur der passieve terpen in Friesland en Groningen behoort tot eene periode, die kort vóór onze jaartelling aanvangend, met den laat-Karolingischen tijd afsluit. Eerst dan of iets eerder begint de terpbouw in Zeeland, terwijl die op de Halligen nog later aanvangt en evenals de aanleg van »hillen” op de zeeuwsche gorzen tot in onzen tijd voortduurt.

Friesch-Bataafsch, Cauchisch-Saksisch met Romeinsche invloeden in den aanvang en Frankische in hare midden- en eindphase, ziedaar het kenmerkende karakter der terpencultuur!

Interessant zijn de voorbeelden van urnen en bijgaven uit verschillende terpgrafvelden. De vergelijking van dat vaatwerk met soortgelijk uit de grafvelden van de Elbestreken eenerzijds en Engeland anderzijds, versterkt door dergelijke uitkomsten omtrent andere objecten, belichten evenals in het voorbijgaan de Saksische immigratie van Engeland van uit het continent in verband met de sporadische koloniseering aan onze kusten. Zulks echter te sterker, waar de verspreiding van bedoelde grafvelden langs kusten en oevers van voormalige of nog aanwezige boezems en rivieren dicht bij hunne uitmonding, zoowel ten onzent als in Engeland geheel overeenkomstig is.

De kleine verschillen tusschen de terpgrafvelden in Friesland en Groningen werden met de iets latere christianiseering van Groningen in verband gebracht en door eenige historische feiten toegelicht. Overigens werd eene nauwe verwantschap tusschen deze Saksers met de Friezen en Cauchen aangenomen en daarmede van dit onderwerp, waarover blijkbaar nog veel te zeggen was, afgestapt.

Op één zaak echter werd nog in het bijzonder de aandacht gevestigd en wel vooral in verband met het later besprokene.

Het is namelijk een belangrijk feit, dat in de terpen van Friesland westelijk van de Middelzee naast enkele bronzen en zelfs steenen voorwerpen, ook bij het z.g.n. vóór-Friesche aardewerk enkele verschijnselen voorkomen, die wijzen op een ouder cultuurverband. Groote waarde wil spreker n.l. hechten aan eene ruwe, door polijsten te weeg geroepen kruisversiering op den bodem van sommige vóór-Friesche potten. Deze versiering zet zich over den buikwand tot de geometrisch versierde zone voort en kan moeilijk anders zijn dan eene herinnering aan de steunstaven van een mandje of korf. Te belangrijker is dit feit, waar de oorspronkelijke korftechniek de specifiek Noord-Europeesch-Neolithische ceramiek ten voorbeeld strekte. Overigens vormen de vindplaatsen van het vóór-Friesche aardewerk tevens die van een, zij het ook op zich zelf staande, aan Me-

galithische ceramiek herinnerende, scherf, voorts van enkele beschilderde en ook andere vroeger dan het gewone Friesche aardewerk te dateeren scherven resp. potten en eindelijk van alle in de terpen gevonden brachycephale menschenschedels.

Overblijfselen van woningen en stallen, als zodenwalletjes, rijswerk en stukken hutbekleeding in den vorm van brokjes gebrande klei met riet- of rijsindruksels maakten eerst recht duidelijk, hoe loonend een systematisch terpenonderzoek moet zijn.

Vervolgens kon uit profielen en platte gronden worden afgeleid, hoe men, wat de ontstaanswijze van de terpen betreft, heeft te onderscheiden: *Etagebouw*, *Ringdijkbouw* en *Kernbouw*. Eerst bij terpen, waar, zooals in het laatste geval, in grootere hoogten zeer kleine steile heuveltjes als kernen verborgen liggen, heeft men te denken aan de terpen van *Plinius*. Deze zijn echter tot nu toe nog nimmer met eenige zekerheid teruggevonden.

De mogelijkheid, dat een terp in eenmaal, zonder onderbreking is opgeworpen, heeft blijkbaar slechts theoretische waarde.

Ten slotte bevestigde de bestudeering van den ondergrond der rustende terpen de reeds uit het verschil in hoogteligging harer omgeving ten opzichte van die der recente actieve terpen afgeleide conclusies. Zelfs konden deze in zooverre gepreciseerd worden, dat uit een en ander mocht worden besloten, dat de som van relatieve en absolute bodemverlaging sedert den aanvang onzer jaartelling gemiddeld maximaal 10 cM. seculair kan zijn geweest.

Na de pauze werd de terpenfauna schetsmatig behandeld. Ook hierbij werd er naar gestreefd een totaalbeeld te geven.

Ten bewijze dat in de eerste helft onzer jaartelling in het terpengebied nog dieren voorkwamen, die daar thans of geheel uitgestorven of geheel verdwenen zijn, werd gewezen op uit de terpen afkomstige overblijfselen, eenerzijds van den oeros, anderzijds van eland, bruine beer, wild zwijn, edelhert en bever. In verband met genoemde vondsten werden de verhalen der ouden gememoreerd en o. a. de Nibelungensage voor den geest geroepen.

Verreweg echter in de meerderheid blijken in de terpen de huisdieren te zijn geweest en de conclusie uit de bestudeering daarvan getrokken, kan worden samengevat in de uitspraak, dat de huisdieren uit de terpen zich, wat onderscheidenheid van vorm betreft, groepeeren om de sedert Rütimeyer zoo bekend geworden huisdierfauna uit de paalwoningen met neolithische en bronscultuur; slechts de kat ontbreekt als huisdier in de paalwoningen, doch wordt sinds den Frankischen tijd in de terpen aangetroffen.

Bij twee huisdieren, t. w. rund en hond, werd vervolgens langer stil gestaan en werden vroeger gegeven voorstellingen aangevuld en hier en daar gerectificeerd.

De oorsprong zoowel van het oudste rund als van den vroegst getemden hond blijkt thans gezocht te moeten worden in Midden- of West-Europa. Kan nu eenerzijds bewezen worden, dat er tusschen het oudst getemde Europeesche rund en den wilden en tammen Banteng te groote verschillen bestaan, om deze vormen direct met elkaar in verband te brengen (Keller en zijn school); aan den anderen kant werd het aannemelijk gemaakt, dat het oudste tamme Europeesche, zgn. brachyceere rund een autochthoon dier was, afstammende van een kleine Taurusvorm, die reeds sedert Diluvialen tijd in het wild naast den Primigenius leefde.

Reeds vroeger had spreker er op gewezen, hoe in den loop der tijden de vormenrrijkdom bij den huishond steeds grooter is geworden, zoodat

dan ook de terphonden onderling veel minder verschillen dan die van tegenwoordig.

Was reeds toen aangetoond, dat in den bronstijd voor het eerst twee duidelijk te onderscheiden groepen van honden naast elkaar voorkomen, terwijl in de neolithische paalwoningen eigenlijk slechts kleinere honden worden aangetroffen; thans werd het vroegere beeld door nieuwe gegevens omtrent mesolithische honden uit de Kjokkenmoddingen gecompleteerd. Die Kjokkenmondingerhond nu blijkt een nog veel minder variabel type te vormen dan de neolithische paalwoninghond en op grond van vergelijking met materiaal uit diluviale en postdiluviale afzettingen het best te kunnen worden afgeleid van een hond sui generis.

Wel is waar is aanvulling der gegevens nog gewenscht, doch reeds thans mag worden gezegd en het terpenmateriaal vormt hiervoor de meest nuttige schakel, dat het, voor zoover bekend, oudste Europeesche huisdier, d. i. de Kjokkenmøddinger-hond een autochthoon dier is, herkomstig uit Midden- of West-Europa en welks oorspronggebied nader te localiseeren de taak van voortgezet onderzoek is.

Tevens mogen misschien geringe verschillen tusschen de kleine terphonden en de meer jakhalsachtige *Canis palustris*-groep uit de paalwoningen in die richting eene verklaring vinden.

Om den toenemenden vormenrijkdom bij den hond tot uitdrukking te brengen werden de $\mathfrak{C}$ en $\frac{\mathfrak{Q}a}{\mathfrak{M}a}$ als indicatoren daarvan van verschillende tijden met elkaar vergeleken. Daarbij is $\mathfrak{C}$ de σ uitgedrukt in procenten van het arithmetisch gemiddelde en $\frac{\mathfrak{Q}a}{\mathfrak{M}a}$ een door spreker naar VERSCHAFFELT en JOHANNSEN gewijzigde variabiliteitscoëfficient, in zooverre zoowel voor het gemiddelde, als voor de quartielen de arithmetische waarden zijn berekend.

Bedoelde indicatoren van de in den loop der tijden toegenomen vormenrijkdom, dan zijn:

$\mathfrak{C} = 100 \frac{\sigma}{\mathfrak{M}a}$	Kenmerken: 21 van onderkaak.	23 van bovenkop.	totaal 57. van schedel.
Recente honden	?	?	?
Terpenhonden	[17.4]	13	?
Paalwoninghonden (steen- en bronstijd)	12.3	9.2	10.5
Paalwoninghonden (steentijd) .	11.1	6.4	8.7
Kjøkkenmøddingerhonden . .	6.7	[5]	?

$\frac{\mathfrak{Q}a}{\mathfrak{M}a}$			
Recente honden	?	?	?
Terphonden.	14.9	10.4	?
Paalwoninghonden (steen- en bronstijd)	9.8	6.9	8.6
Paalwoninghonden (steentijd) .	8.6	6.6	7.4
Kjøkkenmøndingerhonden . .	5.4	[3.8]	?

of voor één en hetzelfde kenmerk, t. w. de onderkaakslengte van angulus tot voorrand symphysis:

bij:	$\mathfrak{C} = 100 \frac{\sigma}{\mathfrak{M}a}$	$\frac{\mathfrak{Q}a}{\mathfrak{M}a}$
Recente honden	?	?
Terphonden	17.4	13.6
Paalwoninghonden (steen- en bronstijd .	15.0	9.9
» (steentijd)	11.8	8.6
Kjøkkenmoddingerhonden	4.4	3.4

Deed spreker zoo op bovenstaande wijze aan den eenen kant uitkomen, hoe een onderzoek langs statistisch-biologischen weg over proto- en praehistorische huisdieroverblijfselen in staat stelt, tevens de desbetreffende cultures in chronologisch verband te plaatsen en daarmede het belang voor de archaeologie en palethnologie verduidelijken; aan den anderen kant echter bleek ook op deze wijze, dat de terpen nog oudere cultuurelementen in zich verbergen.

Zoo geeft de bestudeering der terpen zoowel langs archaeologischen als biologischen weg aanwijzingen, dat hare cultuur nog overblijfselen van een veel oudere, zeer oorspronkelijke Midden-Europeesche beschaving in zich bevat, hoezeer ook overigens de terpencultuur karakteristiek is voor de eerste helft onzer jaartelling.

Zulks te bevestigen en ook overigens het terpenprobleem in betere en meer passende banen te leiden, is niet alleen voortgezet, doch bovenal systematisch-archaeologisch bodemonderzoek voorbehouden en het verheugde spreker dan ook te kunnen mededeelen, dat thans de noodige stappen waren gedaan om een dusdanig onderzoek te verwezenlijken.

Aan het slot der voordracht dankte de voorzitter den Heer VAN GIFFEN voor zijn belangwekkende en leerzame inleiding tot de excursie en bracht aan de afdeeling Groningen der Nederlandsche Natuurhistorische Vereeniging en in het bijzonder aan den Voorzitter daarvan, den heer BOTKE, den dank der Dierkundige Vereeniging over voor de haar zoo welwillend aangeboden excursie, die den volgenden dag gehouden werd.

Zondag 18 Juni had onder leiding van Dr. A. E. VAN GIFFEN deze zeer goed geslaagde **excursie naar het terpengebied in het Westen der provincie Groningen** plaats. De excursie, waaraan talrijke leden van beide Vereenigingen deelnamen, vertrok per trein des voormiddags 9.25 uit Groningen naar Sauwerd en ging vervolgens per rijtuig naar Oostum, Feerwerd en Wierum, waar in afgraving zijnde terpen bezocht werden. Te Feerwerd werd de lunch gebruikt. Ongeveer 3,30 kwam men weder in Groningen terug.

WETENSCHAPPELIJKE VERGADERING.

Amsterdam. Kleine Restauratiezaal van het K. Z. Genootschap »Natura Artis Magistra". 30 September 1916. 's Avonds halfacht uur.

Aanwezig de Heeren: SLUITER (Voorzitter), VAN BEMMELEN, BOSCHMA DELSMAN, DROOGLEEVER FORTUYN, HAMMER, IHLE, VAN KAMPEN, KERBERT, LOMAN, DE MEIJERE, PEETERS, PINKHOF, REDEKE, SCHIERBEEK, SCHUURMANS STEKHOVEN, TESCH en de dames: DROOGLEEVER FORTUYN—v. LEYDEN, HAIJE, KAISER, DE LINT, DE ROOY, SCHOLTEN, SCHREUDER, WIBAUT en WIBAUT—ISEBREE MOENS.

De voorzitter opent de vergadering en herdenkt den heer VOSMAER, ondervoorzitter onzer Vereeniging, die 23 September te Leiden overleed. Spreker wijst er op, hoe in 3 jaar tijds 4 bestuurs- of oud-bestuursleden ons door den dood ontvielen: HOEK, HUBRECHT, JENTINK, VOSMAER. Hij schetst de beteekenis van VOSMAER voor de dierkundige wetenschap, die aan hem vele voortreflijke onderzoekingen over Sponsen te danken heeft, terwijl de Dierkundige Vereeniging in hem een goed bestuurslid verliest, in wiens laboratorium te Leiden onze Vereeniging meermalen een welkome gast was.

De voorzitter deelt daarna mede, dat de wetenschappelijke vergadering van 25 November met een buitengewone huishoudelijke vergadering ter verkiezing van een ondervoorzitter gecombineerd zal worden, welke evenals de buitengewone wetenschappelijke vergadering van 26 November te Amsterdam gehouden zal worden.

Vervolgens krijgt de Heer **Kruimel** het woord tot het houden eener voordracht over »Onderzoekingen van veeren bij Hoenderachtige Vogels", gepubliceerd in »Bijdragen tot de Dierkunde", afl. 20, stuk 2 (1916) en de kleur en de teekening der afzonderlijke veeren van het vogellichaam betreffend. De op karton geplakte veeren, die den grondslag voor dit onderzoek gevormd hebben, werden gedemonstreerd en de overgangen in kleur en teekening, die de verschillende veeren van éénzelfde vogel aanbieden, werden nader toegelicht.

De Heer **Redeke** demonstreert daarna een ongeveer 30 cm. lang aaltje, dat in de Zuiderzee gevangen is en waarvan het rechter oog op de normale plaats zit, terwijl het linker oog, dat oogenschijnlijk normaal gebouwd is, zich aan de onderzijde van de onderkaak bevindt. Hij stelt deze afwijking, die wel heel zeldzaam schijnt te zijn, voor een nader onderzoek ter beschikking. — De heer DROOGLEEVER FORTUYN neemt op zich, dat nadere onderzoek in te stellen.

De Heer **Delsman** doet in het kort mededeeling van de uitkomsten

van verschillende prikproeven aan kikkereieren (*Rana fusca*), door hem reeds elders gepubliceerd. De animale pool van het ei blijkt tot de voorpunt van de embryonaalaanleg te worden, gelijk dit ook door EYCLESHEIMER bij de Amerikaansche kikkersoort *Acris* en den axolotl, en door SUMNER voor Teleostei gevonden werd. De derde klievingsgroeve blijkt aan het embryo ongeveer met de grens tusschen kop en romp overeen te stemmen. De dorsale blastoporusrand treedt even onder den eiaequator op, de ventrale diametraal tegenover de animale pool. De laatste blijft praktisch op zijn plaats, waar dus ook de definitieve sluiting van den blastoporus plaats vindt; de eerste schuift over iets meer dan 90° van de eioppervlakte voort.

Hieraan wordt door spr. een vergelijking van de vroegste ontwikkelingsprocessen bij Anneliden en Chordaten vastgeknoopt. De verschuiving van den blastoporus, die aanvankelijk diametraal tegenover de animale pool ligt, naar de eene zijde, waar in de trochophora de mond tenslotte vlak achter den prototrooch ligt, vindt bij de Anneliden tijdens de ontogenese aldus plaats:

1°. Sterke groei van de cellen aan de achter-of dorsale zijde (vooral *d*-kwadrant) tegenover zwakken groei van die aan de ventrale zijde verschuift den blastoporus zoover naar de laatste zijde, dat niet meer zijn centrum, maar zijn achterrand diametraal tegenover de animale pool ligt. Het verschil in grootte tusschen de cellen aan vóór- (*d*-) en achter-(*b*-) zijde treedt dikwijls reeds tijdens de eerste klievingen aan den dag.

2°. De blastoporus sluit zich niet concentrisch, doch excentrisch naar voren, het zij met of zonder concrescentie.

3°. De aanleg van het stomodaeum vormt geen ring om den blastoporus (gelijk bij de radiair-symmetrische voorouders wel het geval zal geweest zijn, vergelijk bijv. Ctenophoren), doch een halve maan om den voorrand.

Zien wij, hoe het met deze drie processen bij de Chordaten, speciaal thans bij den kikker, staat, dan vinden wij:

sub 1°. Deze verschuiving van het entodermveld heeft in het kikkerei reeds vóór de eerste klieving plaats gehad: het witte veld in het ongekliefde kikkerei ligt niet meer diametraal tegenover de animale pool, doch sterk naar de eene zijde verschoven. Van een radiair-symmetrisch stadium in de vroegste ontwikkeling kan hier dus niet meer gesproken worden.

sub 2°. De excentrische sluiting van den blastoporus vindt hier in tegengestelde, caudale richting plaats, wat zijn verklaring zonder meer in sprekers theorie vindt, met welks gevolgtrekkingen de resultaten der prikproeven volkomen in overeenstemming zijn.

sub 3°. Ook hier ligt de aanleg van het stomodaeum (i. e. de medullairplaat) halvemaanvormig om den voorrand van den wijden blastoporus, en bewerkt zoo de aansluiting aan de hersenplaat (uit de Scheitelplatte der trochophora ontstaan).

Vervolgens spreekt de Heer **van Kampen** over de zgn. *Pelobatidae* van Nieuw-Guinea. Het gemengde karakter van de fauna van Nieuw-Guinea komt duidelijk uit in de klasse der Amphibiën: van de daar op den voorgrond tredende Amphibiënfamilies zijn de *Ranidae* en *Engystomatidae* Indisch, de *Hylidae* Australisch. In BOULENGER's catalogus van het Britsch Museum (1882) worden voor Nieuw-Guinea bovendien drie *Pelobatidae* vermeld, elk tot een eigen endemisch genus behoorend.

Deze familie ontbreekt overigens in het oostelijk deel van den Indischen Archipel, zoowel als in Australië, en de drie bedoelde soorten zouden dus volkomen geïsoleerd zijn.

Van deze soorten is de door MACLEAY onvoldoende beschreven *Ranaster convexiusculus* door FRY's onderzoek van het type-exemplaar gebleken identiek te zijn met de door spr. beschreven *Phanerotis novae-guineae*, de eenige bekende Cystignathide van Nieuw-Guinea. Bij onderzoek van twee in het museum te Leiden aanwezige exemplaren (waaarschijnlijk de typen) van een der beide andere zgn. Pelobatiden van het eiland, nl. *Asterophrys turpicola*, vond spr., dat ook deze soort geen Pelobatide is, maar tot de *Engystomatidae* behoort. Alleen over de derde soort, *Lechriodus melanopyga*, blijft nog onzekerheid bestaan. Blijkt, zooals waarschijnlijk is, ook dit geen Pelobatide te zijn, dan zou het bovengenoemde zoögeographische raadsel opgelost zijn.

Naar aanleiding van den twijfel, in de Vergadering van 29 Januari ll. uitgesproken omtrent het behoud der natuurlijke groene kleur b.v. van sprinkhanen in kopersulfaat-formol, toont de Heer **Peeters** eene gewone waschspons, die voor ongeveer een jaar gebruikt werd om uitgegloeid kopersulfaat op te nemen en tengevolge daarvan een grasgroene kleur aangenomen had. Gedeelten er van in water, alcohol van 90°/₀ en formol van 4°/₀ bewaard, hadden niets van de eens verkregen kleur verloren. Hij trekt hieruit de conclusie, dat geen twijfel meer behoeft te bestaan, maar dat ook de groene kleur van de insecten, die in kopersurfaatformol bewaard worden, niet de natuurlijke is. Dit stemt ook overeen met de uitspraak van Dr. QUANJER — die een methode om groene plantendeelen, hoe dan ook, groen te houden, zocht, vond en beschreef in: Tijdschrift over Plantenziekten, 1913 — dat n.l. de natuurlijke kleurstof slechts vervangen wordt door groene verbindingen van koper en eiwit. (Het voorschrift van Dr. QUANJER luidt: 3 gewichtsdeelen kopersulfaat, 100 volumedeelen formaline en 1500 volumedeelen wa'er. Na verloop van tijd brengt men de plantendeelen over in kopervrije formaline van dezelfde sterkte).

Daarna sluit de Voorzitter de vergadering.

BUITENGEWONE HUISHOUDELIJKE EN WETENSCHAPPELIJKE VERGADERING.

Kleine Restauratiezaal van het K. Z. Genootschap »Natura Artis Magistra". 25 November 1916. 's Avonds halfacht uur.

Aanwezig de H.H. SLUITER (Voorzitter), v. BEMMELEN, BOLSIUS, BOSCHMA, DELSMAN, DROOGLEEVER FORTUYN, v. D. FEEN, VAN GOOR, HAMMER, IHLE, v. KAMPEN, KUIPER, LOMAN, METZELAAR, DE MEIJERE, PEETERS, PINKHOF, ROMIJN, TJEBBES en de dames: BASTERT, DROOGLEEVER FORTUYN—VAN LEYDEN, LENS, DE LINT, SCHOLTEN en LE VINO.

De voorzitter opent de vergadering en wijdt enkele woorden aan de nagedachtenis van ons medelid Dr. H. J. KRUIMEL, die 20 November l.l. in den ouderdom van 30 jaren te Amsterdam overleed. Spr. herinnert eraan, hoe Dr. KRUIMEL nog in de vorige vergadering de belangrijkste resultaten van zijn onderzoek over de teekening der veeren besprak. Wij verliezen in hem een jongen zoöloog van groote originaliteit.

Vervolgens heeft de verkiezing plaats van een onder-voorzitter ter vervulling van de vacature, ontstaan door het overlijden van den Heer VOSMAER. Met groote meerderheid van stemmen wordt de Heer v. BEMMELEN gekozen, die, ter vergadering aanwezig, zich bereid heeft verklaart, de benoeming aan te nemen.

Ten gevolge van deze benoeming ontstaat een vacature in het Bestuur, ter vervulling waarvan terstond wordt overgegaan. De uitslag van de stemming maakt een herstemming tusschen de Heeren VAN OORT en VAN KAMPEN noodzakelijk. Bij deze herstemming wordt de Heer VAN KAMPEN tot bestuurslid verkozen, die zich bereid verklaart deze benoeming aan te nemen.

Daarna bespreekt de voorzitter een brief van den Heer ROMIJN en enkele andere leden, die aan de Vereeniging verzoeken, dat zij het initiatief neme tot het houden van een hydrobiologische excursie. De voorzitter stelt aan de vergadering voor, dat aan den Heer ROMIJN gevraagd zal worden in overleg met het Bestuur een meer gedetailleerd plan op te maken, welk plan dan aan de leden der Vereeniging bekend zal gemaakt worden, echter zonder dat de Vereeniging de leiding of verantwoordelijkheid op zich neemt. Dit voorstel wordt goedgekeurd.

Daarna krijgt de Heer **Loman** het woord om een mededeeling te doen over vitale kleuring bij Pantopoden. Verscheidene jaren heeft spreker des zomers in het Zoölogisch Station der Vereeniging gelegenheid gevonden om levende exemplaren van *Phoxichilidium* en *Nymphon* met methyleenblauw en neutraalrood te behandelen. Spr. wenscht iets mede

te deelen over zijne proeven met de laatstgenoemde kleurstof. Eenigen tijd geleden heeft DOGIEL zijn onderzoekingen gepubliceerd over de larven van andere soorten. Hij bracht Pantopodenmannetjes met hunne eierpakketten in zeewater, waarin bovengenoemde kleurstoffen waren opgelost. Moge deze methode voor de larven te gebruiken zijn, voor de volwassenen deugt zij niet, want letterlijk alles, wat in of op hun lichaam kleurbaar is, wordt ten slotte rood. En men zal begrijpen, dat een dergelijke intensieve en diffuse kleuring van alle lichaamsdeelen geen bijzondere voordeelen bij het mikroskopisch onderzoek oplevert. Spr. heeft dan ook een anderen weg ingeslagen. Hij begon met een grooten voorraad dieren aan te leggen, die men met moeite en geduld van hun *Tubularia*-zoden kan aflezen. Zoo worden een paar honderd individuen afgezonderd en kunnen in stroomend zeewater dagen lang in het leven worden gehouden, maar krijgen dan niets te eten. Hun darm wordt geledigd.

In de tweede plaats wordt een genoegzame hoeveelheid *Tubularia* gekleurd door hen korten tijd in zeewater te brengen, waarin veel neutraalrood is opgelost. Daarna worden zij in versch zeewater teruggebracht, leven daarin weer geheel op, en blijken tot aan de spitsen der tentakels prachtig rood gekleurd te zijn.

Nu worden de hongerige individuen op de gekleurde *Tubularia* losgelaten, verspreiden zich naar alle zijden en beginnen van het hun verstrekte, gekleurde voedsel te vreten. Spoedig kleurt zich het darmkanaal sterk, terwijl andere deelen ongekleurd blijven. En den volgenden dag ontdekt men, dat de klenrstof zich ook aan de bloedlichaampjes heeft medegedeeld. Vooral de leucocyten leggen de roode kleur vast in den vorm van donkerroode druppels in het plasma.

Het allerlaatst kleuren zich evenwel lichaamsdeelen, die op bepaalde plaatsen der hypodermis gevonden worden. Zij liggen aan de achterzijde van elk segment aan weerszijden bij de basis der pooten, en bestaan uit dichte groepen van ovale cellen met dunnen uitvoergang. Elk dezer eellen bezit een grooten kern en wordt geflankeerd door kleinere steuncellen. Het is een merkwaardig mikroskopisch beeld, zulke levende gekleurde celgroepen, slechts op deze plaatsen, en nergens anders, aangetroffen. Van bewaren der praeparaten is geen sprake, daar de kleurstof slechts door het levende protoplasma wordt vastgehouden, en men tot nu toe niet geslaagd is het neutraalrood te fixeeren. Op het oogenblik, dat het dier sterft, ziet men de roode kleurstof van cel tot cel loslaten en in het omringend zeewater oplossen. Zonder twijfel hebben deze celgroepen een excretorische functie. De kleurstof, die met het voedsel door de cellen van den darm wordt opgenomen, deelt zich aanvankelijk aan de bloedlichaampjes mede. Door geen andere hypodermiscellen wordt ten slotte die roode kleur tot zich getrokken dan door de zooeven beschreven bundelsgewijze gegroepeerde en van een uitvoergang voorziene organen. Noch spiervezels, noch deelen van zenuwstelsel, noch eieren of spermatozoen, evenmin als andere cellen uit de hypodermis kleuren zich.

Een korte vergelijking met soortgelijke excretorische hypodermiscellen bij andere Arthropoden vormt het slot der mededeeling.

Naar aanleiding van deze mededeeling merkt de Heer DROOGLEEVER FORTUYN op, dat men naar zijn meening hier niet met een vitale kleuring te doen heeft, maar dat de roode kleurstof evenals andere, voor de voeding ongeschikte stoffen uit den darm door het bloed naar de excretorische cellen vervoerd wordt, om vandaar uit het lichaam te worden verwijderd.

Mevrouw **Droogleever Fortuyn–van Leyden** deelt mede, hoe de aal met het onderkaaksoog, door Dr. REDEKE op de vorige vergadering meegebracht (cf. p. XVII), bij nader onderzoek een volkomen normaal gebouwd oog blijkt te bezitten. Niet alleen zijn alle onderdeelen van het oog aanwezig, maar ook een flink ontwikkelde zenuw en de 6 oogspieren, die op normale wijze aan de sclera zijn bevestigd. Spieren en zenuw zijn vanuit den kop afgedaald naar de onderkaak langs een steel, die boven- en onderkaak met elkaar verbindt en vlak vóór de tong verloopt. De tong is verkort, wat ook inwendig te zien is en aan de saamgedrukte copula van de hyoidboog. Het spier- en zenuwcomplex heeft van het beenige monddak het pterygoid van zijn plaats gedrongen en zet zich naar boven toe voort. de orbita doorborend. In de orbita buigen zich de musculi obliqui direct naar voren toe af, waar ze zich symmetrisch met de musculi oblique van het normale linker oog vasthechten. Evenzoo gaan de musculi recti naar het punt van de orbita, waar in een normaal geval deze spieren zich vasthechten en komen symmetrisch te liggen met de musculi recti van het normale oog. Dit geldt ook voor de zenuw, die de orbita doorboort, en symmetrisch met de zenuw van het linker oog naar de hersenen verloopt.

Op de plaats, waar het rechter oog behoorde te zitten, is uitwendig een putje te zien. De groote holte van de orbita is opgevuld met veel bindweefsel.

Deze abnormaliteit is volgens spreekster in zeer jeugdigen toestand ontstaan. Het oogblaasje is in plaats van lateraalwaarts, naar beneden gegroeid, is door den kop gegroeid, vóór er zich been gevormd had, heeft het monddak voor zich uitgestulpt en aldus de steel gevormd, die onder- en bovenkaak verbindt en heeft ten slotte, aan de oppervlakte van de onderkaak gekomen zijnde, het ectoderm ter plaatse aangezet tot het vormen van een lens. Spreekster ziet in dit laatste een analoog geval, als vermeld wordt in de onderzoekingen van SPEMANN e.a. over transplantatie.

De Heer **Ihle** noemt de volgende Strongyliden als behoorende tot de Nederlandsche fauna: In Herkauwers: *Bunostomum trigonocephalum* = *Uncinaria cernua*, *Oesophagostomum venulosum*, *Haemonchus contortus*, *Ostertagia circumcincta* (niet synonym met *O. ostertagi*), *Cooperia oncophora* (= SCHNEIDER's *Strongylus ventricosus* Rud.), *Nematodirus filicollis*, *Trichostrongylus instabilis*, *T. vitrinus*, *T. extenuatus*; in het paard: *Sclerostomum equinum*, *S. edentatum*, *S vulgare*, »*S. tetracanthum*" (Zie: Tijdschrift voor Diergeneeskunde, 1917).

De Heer **Delsman** doet mededeeling van verdere prikproeven, ditmaal aan de eieren van *Rana esculenta*, een minder gewoon object dan die van *Rana fusca*. Dezelfde proeven als in de vorige vergadering (p. XVII) voor de laatste soort beschreven, werden thans weer gedaan. De animale pool bleek weer de neuspunt van het embryo te leveren, het merkje *b* (dorsaal op de 3e, aequatoriale klievingsgroeve) weer op de grens van hersen- en ruggemergsplaat te liggen. De sluiting van den blastoporus leverde aanmerkelijke verschillen op met ditzelfde proces bij *Rana fusca*. Als de blastoporus juist ringvormig geworden is, bedraagt de overlangsche diameter bij *Rana fusca* ± 60°, bij *R. esculenta* het dubbele, 120°. Terwijl bij de eerste de ventrale rand diametraal tegenover de animale pool optreedt en daar niet vandaan komt, ontstaat bij bij de laatste meer naar de ventrale zijde en schuift nog iets sneller voort dan de dorsale. De dorsale ontstaat ongeveer op dezelfde plaats als bij *R. fusca*, een eindje

onder den eiaequator. De sluiting vindt plaats niet diametraal tegenover de animale pool, doch wat meer naar de dorsale zijde, zoodat de lengte van den aanleg van hersen- en medullairplaat hier geen 180° bedraagt als bij *fusca*. Het voortschuiven van de ventrale lip beteekent intusschen nog geen overgroeien van den dooier, gelijk dat van de dorsale lip: op coupes blijkt, dat eronder niets van een archenteronholte te ontdekken valt, behalve een zeer korte spleet. De conclusie moet dus getrokken worden, dat niet alleen de ventrale lip, maar ook het heele entodermveld een verschuiving naar de rugzijde uitvoert, om daar onder den dorsalen blastoporusrand te verdwijnen. Dit is blijkbaar dezelfde verschuiving, die, blijkens mijn vorige mededeeling, bij *Rana fusca* reeds in 't ongekliefde ei voltooid is, en die wij ook bij Anneliden aantreffen, als gevolg van de sterke ontwikkeling van de cellen der achterzijde, voornamelijk van het *d*-kwadrant (2*d*, eerste somatoblast!) De eieren van *Rana esculenta* en *fusca* verhouden zich blijkbaar ongeveer als de eieren van Anneliden resp. met uitgesproken radiaire polariteit (dooier-ophooping aan vegetatieve pool) en met vroeg uitgesproken bilaterale polariteit (groote cellen aan de achterzijde), dus bijv. als die van *Nereis* tot die van *Scoloplos*.

De Heer **Van Goor** deelt mee, dat door hem bij het onderzoek van het zeegras twee Schizopoden zijn gevonden, welke nieuw voor de Nederlandsche fauna zijn: n l. *Praunus neglectus* G. O. Sars en *Praunus inermis* Rathke (*Praunus = Macromysis*).

P. inermis komt voor van Spitsbergen tot Helgoland, ook in Engeland, doch is tot nog toe niet in Nederland gesignaleerd. Metzger meende deze soort in '75 in de Zuiderzee bij Enkhuizen gevangen te hebben, dit bleek hem later ('91) *Schistomysis Kervillei* te zijn.

Van *P. inermis* zijn door spreker 3 vindplaatsen vastgesteld n.l.: Stompe (halfweg Helder en Harlingen) en 2 plaatsen bij Wieringen.

P. neglectus komt voor van Spitsbergen tot Helgoland, doch is *niet* bij Nederland, België en Engeland aangetroffen. Deze soort blijkt bij ons even gewoon te zijn als bij Helgoland. Spreker heeft hem tot nog toe van vele vindplaatsen, n.l. bij Wieringen, Stompe, Terschelling, Texel en Nieuwediep (Vangdam). *P. neglectus* wordt vaak als vorm van *flexuosus* beschouwd, wat spreker bevestigen kan, hij heeft n.l. allerlei overgangen tusschen *neglectus* en *flexuosus* gevonden.

De voorzitter maakt de opmerking dat dit ook op bastaardeering berusten kan.

Daarna sluit de Voorzitter de vergadering.

BUITENGEWONE WETENSCHAPPELIJKE VERGADERING.

Amsterdam. Kleine Restauratiezaal van het K. Z. Genootschap »Natura Artis Magistra". Zondag 26 November. Des voormiddags 11 uur.

Aanwezig de H. H.: SLUITER (Voorzitter), VAN BEMMELEN, BOLSIUS, BOSCHMA, DE BURLET, DELSMAN, V. D. FEEN, V. GOOR, IHLE, V. KAMPEN, LOMAN, DE MEIJERE, METZELAAR, MUSKENS, PEETERS, PINKHOF. SCHIERBEEK en de dames: V. D. HARST, V. HERWERDEN, JONKER, LENS, SCHOLTEN, SCHONEBOOM, VORSTMAN, DE WETTE, ZERNIKE.

De Voorzitter opent de vergadering en geeft het woord aan den Heer **A. I. Resink** tot het houden van zijn voordracht, getiteld:

DE GENERATIECYCLUS BIJ DE VERTEBRATEN.

In 1903 heb ik in dit Tijdschrift een overzicht gegeven van onze toenmalige kennis der embryotrofische organen der zoogdieren. Uit de vergelijking daarvan meende ik de phylogenese van het embryotrofische complex te kunnen reconstrueeren. Ik gaf een afbeelding van den bouw van den hypothetischen oervorm daarvan, waarvan ik vermoedde, dat die bij den mensch nog herkenbaar zou zijn in de allervroegste stadien. Dit vermoeden bleek later juist te zijn.

Het onderscheid met de HUBRECHT'sche theorie ligt voornamelijk in mijn opvatting van dat, wat ik in mijn artikel de Selenka'sche buis noemde: het instulpingskanaal van het oer-amnion — een theorie, die vóór mij door v. SPEE al was aangeduid, maar die door mij werd verwerkt tot één geheel met beschouwingen omtrent álle embryotrofische organen.

Ik noemde den aldus gereconstrueerden oervorm het archembryo.

Latere onderzoekingen bij *Tupaia* en *Erinaceus*, waarvan het uitvoerig verslag nog niet gereed is, bewezen mij: 1°. dat dit archembryonale stadium ook te onderscheiden is in de eerste vorming van hypoblast en mesoblast (protochordale plaat),

2°. dat de metagastrula, die VAN BENEDEN (1880) vond bij konijn en vleermuis, maar daarna vrijwel in vergetelheid geraakte, ook bij *Tupaia* duidelijk is waar te nemen en dat de *metagastrulaporus de vroegste aanleg is van de archamnion-instulping*, dus van de Selenka'sche buis.

Uit deze waarnemingen besluit ik:

De eerste ontwikkelingsstadien der zoogdieren hebben tegenover de latere een zelfstandig karakter, in dien zin, dat daardoor een individu ontstaat, dat door vegetatieve knopping in een geëntypeerde holte (het oeramnion) het tweede individu voortbrengt. Dit proces komt overeen

met wat algemeen bij Evertebraten gevonden wordt (Echinodermen, Nemertinen enz.). Ik noem deze beide individuen *prozoön* en *gametozoön* om de dubbelzinnige termen larve en embryo te vermijden (als gameten gelden dan de oergeslachtscellen, zie onder) *Het prozoön vormt dus de embryotrofische organen* en doet in een geëntypeerde kiemholte (die later tot amnion wordt) het embryo van het gametozoön ontstaan.

De vraag naar den bouw van het archembryo (= prozoön), die ik in 1903 meen voorloopig te hebben opgelost, krijgt nu een nieuwe gedaante. Hoe moet het prozoön worden gedacht en de stamontwikkeling daarvan?

Het bleek nu, dat het hypoblast, zoools reeds door HUBRECHT en KEIBEL was aangetoond, in twee trappen ontstaat bij de zoogdieren. In de metagastrula — dus vóór dat het kiemschild zichtbaar is geworden op den bodem van het archamnion — ontstaat de hypoblast-blaas van het prozoön, die onder het archamnion zich verdikt tot een plaat, waaruit later de protochordale plaat en de randzone ontstaan, die de oorsprong zijn van het protochordale mesoblast en het perifere mesoblast [1]) (HUBRECHT, BONNET) — welke beide dus hooren tot het prozoön. *Dit mesoblast is ongesegmenteerd* [2]).

In de tweede gastrulatie-fase ontstaat de primitiefstreep, de protochordale wig en het *gesegmenteerde* (peristomale + gastrale) mesoblast.

Wij kunnen ten slotte ook hierin een wezenlijk onderscheid zien tusschen prozoön en gametozoön, *dat het eerste radiair en het tweede bilateraal symmetrisch is gebouwd.*

Bij de dooierrijke eieren der Sauropsiden is de verhouding niet meer zoo doorzichtig. Daarentegen kan men bij Anamnia de beide fasen der gastrulatie terugvinden. BRACHET onderscheidde bij Amphibien een radiair symmetrische »clivage gastruléen" van een latere bilateraal symmetrische sluiting van de gastrulamond en vorming van het archenteron. Ook bij *Petromyzon* kan men beide fasen duidelijk waarnemen. BRACHET vergeleek ten slotte reeds zijn clivage gastruléen met de radiair symmetrische depula van *Amphioxus*, die voorafgaat aan de bilateraal symmetrische gastrulatie (de sluiting van den blastoporus).

Naar alle waarschijnlijkheid kunnen wij dus de getrapte gastrulatie, die HUBRECHT en KEIBEL het eerst ontdekten bij zoogdieren, waar zij onmiskenbaar duidelijk is, opvatten als kenmerkend voor àlle Vertebraten. *In dit opzicht is dus de mensch primitiever dan Amphioxus*, waar de gastrulatie van prozoön en gametozoön al meer is samengesmolten.

Het is toelaatbaar het prozoön op te vatten als rudimentair geworden larve, die oorspronkelijk vrij, pelagisch, leefde. De overgang van deze pelagische larve tot het prozoön der Vertebraten kan vergeleken worden met den overgang van het Pilidium tot de Desor'sche larve der Nemertinen.

Het beeld van den sterk samengetrokken generatiecyclus bij Vertebraten is dus zóó te denken:

Spermovium	= aanleg van den agamont I (= prozoön).
prozoön	= agamont I, die door vegetatieve knopping, met entypie van het kiemveld, doet ontstaan het gametozoön.

1) Dat misschien als rudiment van het extraembryonale mesenchym der Primaten enz. is op te vatten.

2) Of ook het ongesegmenteerde ectomesoderm van de kieuwstreek prozoïsch is, moeten latere onderzoekingen uitmaken.

gametozoön	=	agamont II, die zich splitst in somatische en kiemcellen (agameten).
oergeslachtscellen	=	agameten, die direct tot gamonten worden, die in de rijpingsdeelingen (de gametogenese van v. HAECKER), de gameten doen ontstaan.
Oötiden en spermatiden, waaruit de rijpe eieren en spermatozoën zich differentieeren	=	gameten, die na copulatie tot het spermovium worden.

Wij kunnen als centrum der phylogenese deze samentrekking van den generatie-cyclus ten voordeele van het gametozoön opvatten, al dan niet met uterus-vorming, waarbinnen het prozoön leeft.

Dat de uterus-vorming zeer vroeg is ontstaan, bewijst de betrekkelijk geringe degeneratie van het prozoön bij zoogdieren in vergelijking met andere Vertebraten. Op deze waarneming berust voornamelijk de theorie der phyletische afdrijving, die ik in Leiden ontwikkelde.

Vervolgens worden preparaten gedemonstreerd en daarna wordt de lunch gebruikt in het Restaurant van het K. Z. Genootschap »Natura Artis Magistra".

Om 2 uur wordt de vergadering hervat en gelegenheid tot discussie gegeven, waaraan in hoofdzaak de Heeren v. KAMPEN, DE MEIJERE en DELSMAN deelnemen.

De Heer **van Kampen** merkt het volgende op:

De door den Heer RESINK verdedigde opvatting, dat de embryotrophische organen van het zoogdierembryo als larvale organen te beschouwen zijn, vindt een bevestiging in de eigenaardige gelijkenis, die de eerste embryonale stadiën van de Amerikaansche *Peripatus*-soorten, zooals die door VON KENNEL en SCLATER zijn beschreven, met die stadiën bij de zoogdieren vertoonen. Evenals bij dezen kunnen ook bij *Peripatus* al vroeg een trophoblast en een embryonale knobbel onderscheiden worden en ontstaat door entypie van den laatste een holte, die met de archamnionholte der zoogdieren vergelijkbaar is. Daarbij komt, dat het primaire entoderm (v. KENNEL's »amnion") in beide gevallen door delaminatie uit den embryonalen knobbel ontstaat. In het verdere verloop der ontogenese houdt de overeenstemming op, daar het blijvende entoderm, althans volgens v. KENNEL's onderzoek, bij *Peripatus* op een van zoogdieren afwijkende wijze gevormd wordt.

Daar nu de bedoelde verschijnselen bij *Peripatus* op eenvoudige wijze tot die der Polychaeten zijn terug te brengen (vg. VAN KAMPEN, Tijdschr. Ned. Dierk. Ver., (2) Dl. XV, 1916, p. 13 vv.), wordt een analoge afleiding voor de zoo gelijksoortige verschijnselen bij de zoogdieren waarschijnlijk ondanks den grooten afstand, die hen van de Anneliden scheidt. De overeenstemming tusschen Zoogdieren en Onychophoren berust natuurlijk niet op nauwe verwantschap, maar is te beschouwen als het gevolg van parallelle ontwikkeling van denzelfden uitgangstoestand, in beide gevallen als resultaat van den overgang tot het leven op land en het daarmee gepaard gaande ontstaan der viviepariteit.

Met de beschouwingen van den heer RESINK over den generatiecyclus

der Zoogdieren kan ik mij niet vereenigen, tenzij hij daaronder iets anders verstaat dan men gewoonlijk doet. De heer Resink schijnt geen scherp onderscheid te maken tusschen generatiewisseling en metamorphose. Het is waar, dat beide verschijnselen in bijzondere gevallen in toestanden kunnen overgaan, die onderling weinig verschillen en die, op zichzelf beschouwd, niet meer met zekerheid in een der beide rubrieken te rangschikken zijn. Aan den eenen kant kan door sterke eenzijdige differentiatie der larve als gevolg van een ver gaande aanpassing aan bijzondere levensomstandigheden de metamorphose zoo ingrijpend worden, dat tenslotte de imago als knop uit de larve ontstaat (bijv. bij de Echiniden); anderzijds kan tengevolge van een reductie der agame generatie de overgang tusschen deze en de knop een meer geleidelijke worden en de generatiewisseling in een pseudo-metamorphose overgaan (bijv. Narcomedusen, sommige Bryozoen). In zulke gevallen is alleen door vergelijking de ware aard van het verschijnsel te herkennen en in het geval der zoogdieren voert deze tot het resultaat, dat hier, evenals bij Anneliden, niet aan generatiewisseling, maar alleen aan metamorphose te denken valt.

Tegenover den heer Delsman moet opgemerkt worden, dat, ook al mag als regel vivipariteit phylogenetisch uit ovipariteit ontstaan en niet omgekeerd, elk geval op zichzelf beschouwd dient te worden en in het bijzonder bij de Onychophoren er geen feiten te noemen zijn, die als bewijs zouden kunnen dienen, dat de genoemde regel hier van kracht is. Daarentegen zijn er wel verschijnselen bekend, die op den omgekeerden gang van zaken wijzen. Als zoodanig kan gewezen worden op het voorkomen van een met de kopblaas der trochophora te vergelijken orgaan bij de embryonen der (vivipare) *Peripatopsis*- en *Paraperipatus*-soorten, met name ook bij *Peripatopsis dewaali*, welke soort, zooals door mij (l. c.) is beschreven, ook in een ander gewichtig kenmerk (kleine, in de lichaamsholte vallende eieren) aan Polychaeten herinnert.

De sponsieuse bouw van het protoplasma der eieren van *P. capensis*, die door Sedgwick (Quart. Journ. of micr. Sc., vol. XXVI, 1886) opgevat is als herinnering aan een vroegeren grooteren dooierrijkdom, is veeleer toe te schrijven aan den slechten conservatietoestand van het door hem onderzochte materiaal.

De Heer **de Meijere** is ook van meening, dat van generatiewisseling met meer recht zou kunnen worden gesproken, als de twee »individuen" ooit vrij van elkaar hadden bestaan. Is het verband nooit verbroken geweest, dan schijnt hem een discussie over de individualiteit der beide deelen vrij nutteloos, te meer nu ook de inleider toegeeft, dat het hier een verschil in definitie betreft.

Waar het aannemelijk is, dat de embryotrophische organen inderdaad bij het »prozoön" behooren, acht spr. de theorie der phyletsche afdrijving het belangrijkste punt in Resink's betoog, daar deze theorie regelrecht tegenover de gangbare phylogenetische voorstelling staat. Terwijl hij de kritiek omtrent deze opvatting, wat de Vertebraten betreft, aan anderen wil overlaten, maakt spr. eenige opmerkingen omtrent het analogiegeval bij de Arthropoden, zooals dit door den heer Resink indertijd als steun voor zijne theorie is aangevoerd. Spr. betoogt, dat viviparie in allerlei insectenorden sporadisch optreedt, dat de ontwikkeling van het embryo dan op zeer verschillende plaats kan geschieden: in de ovariaalbuizen, in de vagina, of in een tot uterus geworden deel of aanhangsel daarvan. Ook de voeding geschiedt dan op verschillende wijze, soms met hypertrophie

van den uteruswand en vorming van een soort placenta (*Hemimerus*), dan weer door een paar groote uterine klieren, die een melkachtig vocht afscheiden (*Glossina, Pupipara*). Juist in allerlei opzichten gedegenereerde en dikwijls parasitisch levende vormen vertoonen viviparie. Meerdere Blattiden zijn vivipaar en hebben dan een meer of minder rudimentaire eierkapsel, welk gemeenschappelijk hulsel toch wel zal ontstaan zijn bij dieren, die de eieren aflegden. Al deze feiten pleiten er voor, dat de viviparie hier eerst later polyphyletisch is opgetreden, terwijl wij primaire viviparie bij insecten niet kennen. Ook de broedzorg is bij insecten moeilijk als naar buiten geprojecteerd uteruscomplex op te vatten, daar mieren, bijen enz. blijkbaar af te leiden zijn van primitieve Hymenoptera als bladwespen, die normaal eieren leggen, zoodat er niets meer af te drijven valt. Er blijkt veel meer van een streven om de lasten der moeder te vergrooten, dan van het omgekeerde, zoodat hieraan toch geen steun voor RENSINK's theorie is te ontleenen. Een beroep op *Peripatus* is hier van weinig kracht, omdat het twijfelachtig is, of bij deze dieren werkelijk primaire viviparie voorkomt en of zij tot de stamouders der Tracheaten behooren.

De Heer **Delsman** brengt daarna het volgende in het midden.

Twee onderstellingen liggen ten grondslag aan HUBRECHT's en RESINK's theoriën:

1°. de overgang van marine vormen met pelagische larven tot het landleven leidde tot viviparie,

2°. het ontstaan van secundaire oviparie uit deze viviparie: »phylogenetische afdrijving".

Beide onderstellingen schijnen mij onjuist, beide wil ik trachten te weerleggen, al is een wiskundig bewijs natuurlijk niet mogelijk.

1°. De overgang van het leven in zee tot 't landleven ging volgens Dr. R. gepaard met overgang van een voortplanting door middel van pelagische larven tot viviparie. De primitiefste Vertebraat is in dit opzicht de mensch, of wellicht beter: de pro-mensch (Dr. R.), dien wij dus uit zee zien opstijgen, waarbij zijn oorspronkelijk pelagische larve overgaat in een embryo met embryonaalvliezen.

Onjuist komt het mij voor, aldus de embryonen van vivipare dieren direct te willen vergelijken met pelagische larven, zooals R. bij Vertebraten, Dr. VAN KAMPEN zooeven bij *Peripatus* deed. M. i. is de oude opvatting de juiste, volgens welke de ontwikkelingsgang aldus verloopt:

a. dooierarm ei (pelagische larve) ⟶ dooierrijk ei (geboorte op later stadium),

b. dooierrijk ei ⟶ viviparie, al of niet met verlies van dooier (geboorte op nog later stadium).

a. Reeds bij zeebewoners zien wij alle mogelijke overgangen van dooierarme tot dooierrijke eieren, met steeds later geboorte. 't Eerste steeds bij de primitiefste vormen in elk der hoofdgroepen van het dierenrijk. Naar het stadium, waarop de geboorte plaats vindt, kunnen wij bijv. de volgende reeksen opstellen:

Coelenteraten : ei — planula — poliep (actinula).
Anneliden : ei — trochophora — wormpje.
Mollusken : ei — trochophora — veliger — slakje.
Echinodermen : ei — dipleurula — echinoderm.
Crustaceeën : ei — nauplius — zoea — mysislarve — decapode.

Op hoe later stadium het jong vrijkomt, des te grooter en dooierrijker

is het ei, des te ingewikkelder de eihulsels of -kapsels, des te meer komt broedzorg voor. Vooral ook voor zoetwaterbewoners geldt dit laatste in vergelijking met hun marine verwanten, en vaak heeft ongetwijfeld de overgang tot het landleven via het zoete water plaats gehad, gelijk ons wel nergens zoo mooi gedemonstreerd wordt als bij de Vertebraten (Dipnoi, Amphibien!). Een ander voorbeeld hiervan zijn wel de landbewonende Oligochaeten, die zonder twijfel via de zoetwaterbewonende Oligochaeten van de marine Polychaeten zijn af te leiden.

b. Het is nu, gelijk boven opgemerkt, steeds bij de vormen met dooierrijke eieren en late geboorte, dat de soorten met broedzorg en met viviparie (hoogste vorm van broedzorg) worden aangetroffen of aansluiten, niet bij de primitievere met kleine eieren en pelagische larven. De overgang tot het landleven, hetzij direct of via het zoete water, is voor die vormen ook veel aannemelijker te maken dan voor zulke met pelagische larven, omdat bij de eersten de vroegste stadiën, die 't meest behoefte hebben aan en afhankelijk zijn van 't oude milieu, worden overgeslagen. Gevallen, dat viviparie zonder twijfel op dooierrijkdom gevolgd is, laten zich niet moeilijk geven. Door vorige sprekers werden reeds de vivipare Selachii, waarbij zich aanvankelijk het eikapsel nog vormt, en vivipare insecten genoemd. Ook bij vivipare Teleostei is de dooierrijkdom nog niet verdwenen, evenmin als bij de Australische vivipare *Peripatus*-soorten, waarover later meer.

2°. Overgang van vivipariteit tot secundaire ovipariteit werd door sommige onderzoekers tot nu toe voor twee diergroepen verdedigd, nm.

a. voor *Peripatus* door VON KENNEL, waarbij zich VAN KAMPEN zooeven aansloot. Door WILLEY werd dit ook op de insecten uitgebreid.

b. voor Vertebraten door HUBRECHT, RESINK en enkele andere landgenooten, volgens welke de dooierrijke Sauropsiden-eieren aldus uit de dooierarme zoogdiereieren ontstaan zouden zijn.

a. VON KENNEL was de eerste, die het denkbeeld der secundaire ovipariteit geopperd heeft, of liever van den secundairen dooierrijkdom: van de (vivipare) Afrikaansche *Peripatus*-soorten met middelmatig groote eieren leidde hij (p. 108) eenerzijds de (vivipare) Amerikaansche soorten met zeer kleine, anderzijds de (vivipare) Australische soorten met groote dooierrijke eieren af, vanwaar het volgens VON KENNEL maar één stap is naar ovipare vormen, die latar werkelijk ontdekt en in aansluiting aan VON KENNEL door velen als secundair ovipaar beschouwd werden. De toestand bij de Afrikaansche soorten leidde v. K. af uit voorouders met kleine eieren en pelagische larve, waaruit zich bij den overgang tot het landleven eenerzijds de embryonaalvliezen van de Amerikaansche vormen, anderzijds de dooierrijkdom van de Australische ontwikkeld hebben. Reeds in een vorige vergadering verdedigde ik tegenover VAN KAMPEN de meening, dat de volgorde in werkelijkheid aldus is:

1	ovipare	Australische	vormen	
2	vivipare	»	»	(te vergelijken met vivipare Selachii)
3	»	Afrikaansche	»	(met kleinere eieren, iets dergelijks bij Marsupialia?)
4	»	Amerikaansche	»	(zeer kleine, dooierlooze eieren; verg. zoogdieren).

In overeenstemming met deze reeks is, dat de grootte der embryonen bij de geboorte van 1 tot 4 toeneemt, omgekeerd evenredig aan den diameter van het ei. Met het verlies van dooier gaat een toenemende intra-uterine voeding gepaard. Een omgekeerde volgorde ware in de na-

tuur weliswaar onder bijzondere omstandigheden niet a priori onmogelijk te noemen, wel echter onwaarschijnlijk en zou dus in ieder geval door klemmende argumenten te bewijzen zijn. Met dergelijke argumenten hebben Dr. VAN KAMPEN en spreker elkaar bij het korte debat in een vorige vergadering niet kunnen bestrijden. Spr. achtte secundaire dooierrijkdom en ovipariteit physiologisch ondenkbaar, v. K. kon het zich voorstellen. V. K. kon zich denken, dat het onder bepaalde omstandigheden zijn nut kon hebben, dat de draagtijd verkort wordt, bijv. om de moeder te ontlasten, of omdat er dan plaats voor meer jongen komt. Spr. antwoordde daarop, dat bij de voortplanting het belang van het embryo voor dat van de moeder gaat, en dat de evolutie in de natuur niet van weinig eieren met veel broedzorg naar veel eieren met weinig broedzorg, maar in omgekeerde richting loopt.

Het bleek mij intusschen, dat ik in mijn opvatting geenszins alleen sta. Zij wordt gedeeld bijv. door DENDY, den ontdekker der ovipare Australische vormen, door SEDGWICK, die de ontwikkeling van een Kaapsche soort, en door SCLATER, die de ontwikkeling van een Amerikaansche soort onderzocht. Bovendien door KORSCHELT en HEIDER en door MACBRIDE. Nog meer klinkende namen zouden intusschen mijn hoorders niet overtuigen. Ook feitelijke argumenten laten zich intusschen aanvoeren. Zoo vertoont het protoplasma van het middelmatig groote ei van de door SEDGWICK onderzochte Kaapsche soort in zijn bouw een sponsachtig netwerk door de sterke vacuoliseering, behalve op één punt, waar het dichter is. Het doet, gelijk S. opmerkt, sterk denken aan een dooierrijk ei als van een Australische soort, waaruit door een of ander reagens de dooier opgelost ware. S. leidt het hier dan ook van af, en terecht zegt DENDY: »Surely, however, it is hardly likely that the protoplasm would acquire a vesicular structure in anticipation of the formation of yolk". Voorts werd door DENDY bij de vivipare Australische soort *P. novae-zeelandiae* een chorion (secundair eivlies) buiten het dooiervlies aangetroffen, waaromtrent DENDY opmerkt: »Organs are not usually developed ahead of their uses, and the chorion may be regarded as a vestigial structure inherited from oviparous ancestors" (verg. Selachii etc.). Alles pleit dus tegen secundaire ovipariteit; terecht vraagt MACBRIDE: »How should an animal which had once adopted the habit of carrying the eggs in the womb, revert to the dangerous and primitive method of laying eggs? In every other case in which viviparity occurs in the animal kingdom we have evidence that it has developed out of oviparity, not vice versa".

Om dezelfde reden acht ik dan ook VON KENNEL's vergelijking van de embryonaalvliezen van de Amerikaansche soorten met de trochophora, nog onlangs door VAN KAMPEN op een Afrikaansche soort toegepast, onjuist. In de z.g. kopblaas zie ik niets anders dan eene leege dooierzak, gelijk SCLATER 't ook voor de Amerikaansche soort betoogt, vergelijkbaar met den leegen dooierzak of navelblaas der zoogdieren. Ligging en vorm steunen deze opvatting.

b. VON KENNEL's denkbeelden werden op de zoogdieren toegepast door HUBRECHT, waartoe de weg al door VON KENNEL gewezen was. Immers in 1885, tien jaar dus voor het verschijnen van HUBRECHT's opzienmakend stuk over »Die Phylogenese des Amnions", schreef VON KENNEL reeds: »Es ist sogar nicht ganz unwahrscheinlich, dass wir selbst bei Wirbelthieren in den Deckzellen, oder »RAUBER'schen" Zellen noch die Trochosphaera wieder finden können, welche bei den Nagern, dem Maulwurf und vielleicht noch vielen anderen Thieren eine hervorragende Rolle spielen.

Ein junges Stadium eines Maulwurfembryos oder Nagethierkeimes, der als kleines Zellenhäufchen an der Innenseite der durch die RAUBER'schen Zellen gebildeten Blase sitzt, hat eine frappante Aehnlichkeit mit einem *Peripatus* Keim in seiner Amnionhülle oder nach unserer Meinung in seiner Trochosphaera; diese Aehnlichkeit und die wahrscheinliche directe Verwandtschaft der Vertebraten mit den Anneliden lässt die Vermuthung nicht so gar absurd erscheinen" (pag. 221).

Aan VON KENNEL komt dus de eer, in mijn oog eenigszins twijfelachtige eer, toe van dit denkbeeld, waarop door HUBRECHT en thans nog door RESINK voortgeborduurd wordt. Evenals ik het voor *Peripatus* foutief acht, moet ik het ook voor de Vertebraten verwerpen. De oude opvatting, buiten ons land ook thans nog algemeen, dat de toestand bij Zoogdieren van een als bij Sauropsiden (dooierrijke, telolecithale eieren) af te leiden is, acht ik de juiste. Argumenten daarvoor zal ik niet meer aanvoeren, zij zijn zoo overbekend en zoo vaak uiteengezet, o. a. het laatst nog door MACBRIDE in zijn kritiek op HUBRECHT's speculaties, dat dat overbodig geacht moet worden. Vooral het voorkomen van het navelblaasje is voor de Hubrechtianen een leelijk ding, waaraan zij te vergeefs door het toekennen van een bepaalde functie of beteekenis (haematopoiese e. d.) een mouw trachten te passen. DE LANGE, die ook in Hubrechtiaansche richting denkt, is dan ook al zoover teruggekomen van HUBRECHT's denkbeelden, die hij nog niet geheel loslaat, dat hij als uitgangspunt voor de zoogdieren niet meer een dooierarm ei met pelagische larve, maar een matig dooierrijk, isolecithaal ei als van de Amphibiën aanneemt, daarbij blijkbaar door zijn voorkeur voor deze diergroep geleid. Nog één stapje, komt het mij voor, en DE LANGE is weer op den ouden, rechten weg terug. Hij behoeft dan tevens geen verklaring meer te zoeken voor het ontstaan van de tegenstelling tusschen kiemschijf en kiemblaas.

Nergens demonstreert ons de natuur schitterender den overgang van water- tot landleven dan in de reeks der Vertebraten. De laagste, *Amphioxus* en de visschen, leven in zee en dringen ten deele in het zoete water door. Den overgang tot het landleven zien wij via Dipnoi en Amphibiën zich voltrekken, terwijl de Amnioten echte landdieren zijn geworden. Alleen zeer jong heeft het embryo ook hier nog behoefte aan een waterig milieu, gelijk dat in de amnionholte geboden wordt. Dit is ook de voorstelling, die bij mijn theorie omtrent den oorsprong der Vertebraten aansluit, die door te talrijke argumenten gesteund en door latere onderzoekingen te zeer bevestigd werd, dan dat ze hier genegeerd kan worden. Dr. RESINK's beschouwingen zijn met haar niet te vereenigen, omdat volgens haar *Amphioxus* onderaan den stamboom der Vertebraten staat en de zoogdieren aan het eind der ontwikkelingsreeks, zoodat de processen bij de zoogdierontwikkeling weinig geschikt zijn tot gevolgtrekkingen omtrent de evolutie der Vertebraten, te meer omdat ze nergens zoo ongunstig voor onderzoek zijn als hier, zoodat publicaties over de zoogdierenontwikkeling met al hun onzekerheden, gissingen en meeningsverschillen ons vaak levendig herinneren aan die over Evertebraten van vele decennien her. Zeer ongewenscht schijnt het mij dan ook, de resultaten, waartoe men bij zoogdieren meent te komen, uit te willen breiden over andere Vertebraten, zoo bijv. omtrent kiembladvorming, waartoe ongetwijfeld *Amphioxus* en de Amphibiën een heel wat betrouwbaarder object leveren. Dit is, gelijk MACBRIDE geestig opmerkt, de fout van de geheele richting· men bekijkt de vertebratenontwikkeling

»through mammalian spectacles" en leest aldus »the book of Vertebrate development upside down".

Deze bezwaren worden door den Heer **Resink** op de volgende manier beantwoord:

De discussie heeft tot de volgende inzichten geleid, die, naar ik meen, aan het ter tafel gebrachte materiaal recht doen wedervaren.

De *theorie der phyletische afdrijving* heeft als werkhypothese recht van bestaan en steunt voornamelijk op de volgende waarnemingen:

1. De navelblaas der zoogdieren vertoont geen sporen, die er op wijzen, dat een vittelogene functie verloren is gegaan. Men heeft assimilatorische functies met zekerheid en secretorische met groote waarschijnlijkheid geconstateerd, daarnaast komt waarschijnlijk haematopoiese voor en wel bij phylogenetisch oudste toestanden (bij Primaten en Insectivoren), die in jongere vormen vermoedelijk wordt overgedragen aan het mesoblast. Men heeft ook het vermoeden geuit, dat de navelblaas in de eerste aanleg van het endokrine stelsel een centrale rol zou vervullen (BROMAN). Kortom, de navelblaas kan als *prozoïsch prototype van de lever* worden opgevat, of de lever als euzoïsche navelblaas. Het onderzoek der navelblaasfuncties is nog nauwelijks begonnen.

2. De Marsupialia kunnen, wat het embryotrophische complex betreft, niet opgevat worden als beginnende Placentalia, maar vertoonen wel rudimenten, die een omgekeerden ontwikkelingsgang waarschijnlijk maken (*Dasyurus* enz.). Op vergelijkend anatomische gronden is deze groep ook als neotenisch ontaard opgevat (SARASIN).

3. Insectivoren en Primaten, die van uit dit gezichtspunt de meest primitieve zoogdieren zijn, omdat hier de phyletische afdrijving niet of nauwelijks bestaat, zijn ook palaeontologisch en vergelijkend anatomisch de oudste Mammalia. KLAATSCH wijst op het primitieve karakter van den mensch in de rij der Primaten, zooals ook volgens deze beginselen de mensch de meest primitieve — dus, wat de phyletische afdrijving aangaat, meest ongerepte — Primaat is.

4. De door mij in 1905 opgenoemde feiten, die het primitieve karakter der microcyste kiemblazen tegenover de meso- en macrocyste bewijzen, zijn door latere onderzoekers niet gewraakt of op een andere wijze in een even logisch doorwerkte samenhang gebracht.

5. Hetzelfde geldt van de VAN SPEE'sche amnion-theorie. De mensch vertoont de meest primitieve amniogenese (archamniongang).

6. De bij *Erinaceus* en *Homo* voorkomende ectoplacenta moet worden beschouwd als de oervorm, waar de verschillende ectoplacenta-rudimenten der andere Mammalia (en misschien zelfs bij enkele Sauropsiden) van afstammen. De evolutie der ectoplacenta laat de verschillende trappen van degeneratie daarvan zien.

7. Deze ectoplacenta, die in de allervroegste stadiën der ontogenese in volkomen ontwikkeling voorkomt, daarna degenereert en zijn nog plastisch materiaal afstaat voor den opbouw van andere organen (allantoïde placenta), kan alleen worden verklaard als een phylogenetisch rudiment uit den tijd, toen de pelagische larve der oer-vertebraten, bij den overgang van waterleven tot landleven, intra-uterien bleef en uit het extra-embryonale ectoblast (trophoblast) de ectoplacenta-woekering vormde.

8. *De ectoplacenta volbracht dus hier wat in andere vormen de dooier deed: opschorting van het zelfstandig functioneel bestaan.*

9. Vormen met ectoplacenta of met ectoplacenta-rudimenten zijn dus primair vivipaar, of hebben in de phylogenese een transitoire primaire

vivipariteit doorgemaakt, ook wanneer zij op het tegenwoordige phylogenetische niveau ovipaar zijn. Deze ectoplacenta-rudimenten zijn dus bij secundaire ovipariteit, wat de dooier is bij secundaire vivipariteit: het bewijs van het secundaire karakter daarvan.

10. De overgang van primaire vivipariteit tot oviparie is de inhoud van de theorie der phyletische afdrijving.

De *onderscheiding van prozoön en euzoön* steunt op de volgende gegevens:

1. Er komen in de ontogenese *twee generaties van mesoblast* voor. Het primaire larvale mesenchym, dat Ed. Meyer in 1891 (Biol. Centralbl. Bd. X) reeds bij Evertebraten onderscheidde van het secundaire coelomatische mesoderm, komt overeen met het mesenchym, dat bij Primaten gevonden wordt, vóór dat de primitiefstreep, de oorsprong van het coelematische mesoderm, gevormd wordt.

2. Bij *Tupaia* (en vermoedelijk bij nog meer vormen) *komt in den embryonalen knobbel een gastrulaporus voor.* Op veel later stadiën, als de primitiefstreep zich gaat vormen en de eerste aanleg van het secundaire mesoderm, komt bij *Erinaceus* niet zeldzaam een *tweede gastrulaporus* (tijdelijk?) tot doorbraak. Het Utrechtsche museum bezit zeven exemplaren, die dit verschijnsel vertoonen. Zij zullen later uitvoerig beschreven worden, evenals de primaire gastrulaporus van *Tupaia.* De theorie der getrapte gastrulatie is dus geen theorie meer, maar een feit, al zijn de twee gastrula-invaginaties dan ook nog niet bij hetzelfde dier gevonden.

3. De Hubrecht'sche onderscheiding van notogenese en kephalogenese komt overeen met de feiten. *In de eerste gastrulaphase ontstaat de protochordale plaat, die bij Tupaia, Erinaceus enz. het ongesegmenteerde rudimentaire primaire kopmesoderm doet ontstaan, dat dus vergeleken mag worden met het mesenchym der Primaten.*

Het *stelsel der rugorganen* (centrale zenuwstelsel, chorda, coelomatisch mesoblast, hypochorda, darmdak enz.) ontstaat eerst in de tweede gastrulaphase uit primitiefstreep en protochordale wig (het archenteron der Sauropsiden), die versmelt met de protochordale plaat. De bijzonderheden van dit proces zullen later bij *Erinaceus* en *Tupaia* nader beschreven worden.

4. *De embryotrophische organen ontstaan uit de eerste phase.* De eigenlijke embryonale organen (de rugorganen dus) vormen zich uit de vloer van de archamnionholte, als een vegetatieve knop uit het primaire organisme, vergelijkbaar met de Chun'sche *ectodermale knopping* bij Margeliden.

5. Het *navelblaasje* is de darm van het primaire organisme, dat ten deele overgaat in het secundaire. Het wordt ook vergeleken met de lever van het secundaire organisme.

6. Er bestaan naar alle waarschijnlijkheid *twee generaties van bloedcellen*, die resp. extra- en intra-embryonaal ontstaan (Maximow. Verh. Anat. Ges. XXII. Berlin 1908). De eerste generatie verdwijnt reeds voor de geboorte spoorloos.

7. Hieruit meen ik te mogen concludeeren, dat wij met twee goed geindividualiseerde organismen te doen hebben.

8. Deze twee generaties van individuen meent Brachet ook te hebben gevonden bij Amphibien. Ze komen waarschijnlijk ook voor bij verwante vormen (*Petromyzon*, Dipnoï, Acipenseriden), terwijl bij dooierrijke eieren de eerste phase geheel onderdrukt schijnt te zijn. Brachet vergelijk zijn cli-

vage gastruléen (= prozoön) met de archigastrula (Depula) van *Amphioxus*. De tweede gastrulaphase manifesteert zich bij deze Anamnia behalve in het uitgroeien van het archenteron, den tweeden darm (wat bij *Amphioxus* moeielijk is waar te nemen, omdat de juiste orienteering der larven zoo onzeker is), ook in het sluiten van den primairen wijden gastrulaporus, die bij Amnioten (Mammalia) niet of nauwelijks te zien is (*Tupaia*). Deze verschillen wijzen er op, dat de evolutie van de twee gastrulaphasen zeer divergent is — en een rijke voorgeschiedenis heeft, die moeilijk te reconstrueeren zal zijn, omdat de stamgeschiedenis ons zoo weinig levende relicten ter studie heeft achtergelaten van de primitieve strandbewoners, die in zich de voorouders van den mensch verborgen hielden.

Van algemeene beteekenis zijn nog proeven van GURWITSCH, die larven van *Rana fusca* en *Bufo vulgaris* kweekte in 0.5°/₀ Lithiumchloride, waarbij de formatieve energie nog juist sterk genoeg bleek te zijn voor de eerste gastrulatiephase (de radiair symmetrische clivage gastruléen), maar al te zeer verlamd was voor de tweede fase, tengevolge waarvan een radiair symmetrische lithiumlarve ontstond, die GURWITSCH opvat als een »stadium, dat bij *Amphioxus* niet voorkomt" (Anat. Anzeig. Bd. XI. p. 68). BRACHET daarentegen splitst ook de gastrulatie van *Amphioxus* in een radiair symmetrische en een bilateraal symmetrische phase en vergelijkt de eerste met zijn clivage gastruléen.

Het primitieve karakter van den mensch.

De mensch onderscheidt zich dus door de volgende primitieve kenmerken van het prozoön (KLAATSCH wees meermalen op het primitieve karakter van het menschelijk euzoön):

1. alzijdige goed ontwikkelde ectoplacenta;
2. microcyste kiemblaas;
3. deciduaat;
4. vroege aanhechting;
5. haemochoriale placenta;
6. archamnionkanaal;
7. buitengewoon sterk ontwikkeld larvaal (prozoïsch) mesenchym.

Bij geen enkel ander zoogdier is het prozoön zoo weinig door de phylogenese rudimentair geworden, wat alleen verklaard kan worden, door dat de pelagische larve, tot prozoön geworden door de vorming van de ectoplacenta-mantel, zijn embryotrophische functie langer dan bij andere zoogdieren bleef handhaven. Dit is alleen mogelijk, doordat het moederlijke organisme het parasitisme van het prozoön toeliet. Waar de phyletische afdrijving leidde tot een schijnbaar normale verhouding van moeder en kind, de ectoplacenta rudimentair werd, de placenta van haemochoriaal epitheliochoriaal werd, *verdween het prozoön meer en meer uit den generatiecyclus.*

De mensch vereenigt dus een *hooge functioneele differentieering met de persistentie van archaïsche structuren* en hierin moet waarschijnlijk de buitengewone adaptieve plasticiteit van het menschelijk organisme worden gezocht, die de voorwaarde is van hoogere, psychische ontwikkeling. Dit is een nadere definitie van de »law of the unspecialised" van COPE.

Het Zoölogische Individu.

De heer VAN KAMPEN verwijt mij, dat ik niet scherp genoeg »generatiecyclus" en »metamorphose" onderscheid en zoo tot beschouwingen kom, die terminologisch in de war zijn.

Dat zou niet mijn schuld zijn, want die termen zijn hoogst onvoldoende omschreven. Het is b.v. niet mogelijk — de heer VAN KAMPEN wees er zelf reeds op — om in alle gevallen uit te maken, of wij met metamorphose of met een generatiecyclus te doen hebben. Verder vormen de »kritische stadiën" van BEARD een overgang van metamorphose tot de geleidelijke opeenvolging van ontogenetische niveau's in een continu ontogenetisch proces. In elk geval schijnt bij den overgang van Protozoën in Metazoën zich algemeen een generatiecyclus te hebben ontwikkeld, vermoedelijk samenhangende met het tweeslachtige leven (land en water) van deze overgangsvormen. Naar alle waarschijnlijkheid moeten wij den grooten overgang van het oorspronkelijke Dierenrijk uit de oerzee naar het land — een soort phylogenetisch geboorte-proces! — ook als den oorsprong beschouwen van den generatiecyclus. Later concentreerde zich het »zoölogisch individu" weer tot één continu ontogenetisch proces. Alle verschijnselen van metamorfose, generatiewisseling enz. zijn te begrijpen of moeten nog worden begrepen uit dit ééne centrale proces der phylogenese: *de expansie en concentratie der ontogenese*, die zich bij metamorphose en generatiewisseling over vele schijn-individuen verdeelt.

De geschiedenis van dezen generatieven polsslag is vermoedelijk véél ingewikkelder, dan wij nú nog kunnen zien. De heer VAN KAMPEN wees al op eenige uiteenloopende verschijnselen. Een kritisch referaat over het nu reeds beschikbare materiaal zou hoogst leerzaam zijn, maar ontbreekt tot nu toe in de literatuur.

Eerst wanneer wij eenigermate dit phylogenetische proces kunnen overzien, kunnen wij ons een begrip vormen van het »zoölogisch individu" en dan kunnen wij overleggen, of het practisch is een zóó scherpe onderscheiding te maken tusschen generatiecyclus en metamorphose, zooals, naar de meening van Dr. VAN KAMPEN, nog algemeen gedaan wordt.

Dit hoogst interessante vraagstuk sluit aan bij andere onderzoekingen, die alle dit begrip van het »zoölogisch individu" ten doel hebben. HAMMAR wees onlangs (Anat. Anzeig. 13 Nov. 1916) op de noodzaak een begin te maken, met wat hij »Konstitutionsforschung" noemt, de physiologische manifestatie van het »zoölogisch individu". DRIESCH heeft hieraan het begrip »entelechie" gehecht. De moderne erfelijkheidstheorie tracht dit vraagstuk weer langs anderen weg te benaderen.

De zoölogie moet trachten zich los te maken van onbewuste psychologische preoccupaties. De onderzoeker projecteert steeds zijn eigen psychische structuren in het materiaal, want begrijpen is mentaal assimileeren, maar dit proces moet bewúst gebeuren om de zwakten en grenzen er van te leeren kennen, want wij kennen zelfs onze eigen psychische structuren nog niet: een wetenschappelijke psychologie is eerst met de psycho-analyse begónnen. Daarom hebben wij zoo'n moeite het begrip individualiteit klaar te vatten. De wetenschap is, evenals ons geheele leven, slechts de schaduw van ons zelf; de feiten illustreeren, zij bewijzen niet; een objectieve wetenschap schijnt een zelfverblinding, een »metapsychologische projectie" (FREUD). Niemand ziet verder dan zijn neus lang is. Wij moeten hierin berusten en leeren beseffen, dat de opvoeding tot »wetenschap" naast materiaal-kennis moreele verdieping tot wijsheid vraagt.

Het »zoölogische individu", dat wij uit de feiten meenen af te lezen, sluimert vòòr de kennismaking met de feiten al als het meer of minder vage besef van onze eigen individualiteit in ons zelf. De mensch is nu

eenmaal — voor hém zelf — de maat van vele dingen. Omgekeerd is de concentratie op de feiten het middel tot metapsychologische projectie en zoo tot zelfkennis. Het probleem van het »zoölogisch individu" en zijn verhouding tot het »psychologisch individu" hoort tot die metaphysische grensproblemen, die in den laatsten tijd (DRIESCH c. s.) aan de orde beginnen te komen.

Primaire en secundaire viviparie.

De heer DE MEIJERE heeft het voor een niet-entomoloog moeilijk toegankelijke materiaal over viviparie bij Insecten (en het mogelijk verband van technische en sociale instincten met een verloren gegane primaire viviparie) verzameld en daaruit geconcludeerd, dat bij deze diergroep primaire viviparie niet voorkomt, wel komt secundaire viviparie sporadisch en op zeer uiteenloopende manier voor. Hiermee is m. i. de mogelijkheid afgesloten iets te zeggen over den oorsprong der sociale instincten als »geprojecteerden uterus" in deze scherp afgesloten en eenzijdig ontwikkelde groep. Ik geef toe, dat *Peripatus* als eenig overblijfsel der archaïsche Onychophoren zonder meer niet als type daarvan mag beschouwd worden, al is het daargevondene wel suggestief.

Van algemeen belang is de opmerking, dat *secundaire viviparie bij Insecten juist bij allerlei gedegenereerde en dikwijls parasitische vormen optreedt* — en wel diffuus over het geheele Insectenrijk verdeeld —, zonder eenig verband met het grondplan der hoofdgroepen, terwijl de viviparie op zichzelf toch een allesbehalve »oppervlakkig" verschijnsel is, of degeneratief karakter heeft. Bij Zoogdieren is de graad der phyletische afdrijving (af te lezen aan de ontwikkelingsgraad der ectoplacenta) juist een taxonomisch kenmerk van den eersten rang, dat zelfs den naam geeft aan systematische groepen (Amnioten, Allantoidea, Deciduaten, Marsupialia, enz.).

Dit diffuse, grillige voorkomen der viviparie bij Insecten bewijst m. i. het secundaire karakter daarvan, d. w. z. ze kan alleen worden verklaard als herleving van verloren herinneringen (engrammen) aan een primaire viviparie in het geheugen der soort (muneme, kiemplasma), *zooals wij nu, op dit phylogenetische niveau, alléén nog maar bij de Zoogdieren vinden en in de meest volmaakte oorspronkelijkheid alleen bij den mensch!*

Is het gewaagd van uit deze waarnemingen te concludeeren, dat de eenzijdige differentiatie der Insecten samenhangt met deze phyletische afdrijving, zooals de centrale en sterk prospectieve plaats der Zoogdieren in het Dierenrijk verband houdt met de ontwikkeling van het uteruscomplex?

Het schijnt, of de secundaire viviparie, zooals de heer DE MEIJERE bij de Insecten reeds opmerkte, hoort tot die groep verschijnselen, die als symptoom van *kataplase van het kiemplasma* (die ten slotte moet leiden tot uitsterven van de soort) moeten worden beschouwd (neotenie, verkorting der relatieve levensduur, vervroeging der puberteit en der geboorte ,,precocious segregation", vroege uitschakeling der kiembaan uit het soma gedetermineerde klieving, degeneratie van zenuwstelsel, enz. [1])).

Deze kataplase begeleidt ten eerste parasitisme en is verder als zij al-

1) Ik geef deze voor velen nog zeer problematische reeks alleen als illustratie van mijn bedoeling. Het zou een onderwerp kunnen zijn voor een tweede samenkomst.

gemeen in een groep voorkomt (Amphibiën, Tunicaten, Marsupialia) een veeg teeken, dat bewijst, dat die groepen geen deel meer hebben aan de centrale phylogenetische processen en niet meer dragers zijn van de phyletische »trial and error" en dus uitsterven. Het zou de moeite waard zijn om door vergelijking van het rijke Arthropoden-materiaal na te gaan, of deze theoretische samenkoppeling van secundaire viviparie en de idioplastische kataplase van uitstervende groepen overeenkomt met de feiten. Het materiaal, door den heer DE MEIJERE ter tafel gebracht, schijnt een bevestiging te zijn van deze theorie.

De *regressie tot oude engrammen bij degeneratie* — hetzij ontogenetisch of phylogenetisch of zelfs in de sociale evolutie — is een algemeen voorkomend verschijnsel. Het is in de psychologie b. v. de kern der FREUD'sche leer van de regressie tot infantiele sexualiteit, en van de JUNG'sche leer van de regressie tot de archaïsche psyche bij de »vlucht uit de realiteit".

De Dooier.

De Heer DELSMAN ontkent de mogelijkheid, dat viviparie direct ontstaat uit een toestand met dooierarme eieren met pelagische larven op grond van het feit, dat bij Evertebraten dooierarme eieren direct overgaan in dooierrijke met opschorting der functioneele differentieering en dus met latere geboorte der larve. Deze hoogst interessante drang *de functioneele differentieering tot latere stadiën te verschuiven en de groei* (Massenwachstum ROUX) *te intensifieeren* komt voornamelijk voor bij zoetwaterdieren en landbewoners. Tot zoover komt zijn theorie met de feiten overeen. Maar als hij beweert, dat viviparie steeds samenhangt met dooierrijkdom, ontken ik dat. Bij zoogdieren is er niets te vinden in het navelblaasje (den darm van het prozoön), dat op een rudimentair geworden dooierfunctie wijst. Viviparie in groepen met dooierrijke eieren, die wèl de afstamming van oviparie demonstreeren, hoort tot de kategorie der secundaire viviparie. Voor de Hubrechtianen is het navelblaasje der zoogdieren heelemaal geen »leelijk ding", Het prozoön mag toch óók wel een normalen darm hebben, *die niet tot een dooierklier is gedegenereerd?* Bij zoogdieren vertoont het navelblaasje nog het primitieve darm-karakter, dat bij Sauropsiden is verloren gegaan!

Bovendien vergeet de Heer DELSMAN, dat de oorsprong en de veer van alle bespiegelingen over phyletische afdrijving enz. de *ontdekking van de ectoplacenta* is, die nieuw bloed doet stroomen in het oude vraagstuk. De ectoplacenta bewijst, of maakt het in elk geval denkbaar, dat de pelagische larve direct overging tot het intra-uterine leven, vóórdat het ei, waaruit zij ontstond, dooierrijk werd. *Nadat eenmaal de pelagische larve in utero bleef en in aanpassing aan dit leven de ectoplacenta schiep, was de behoefte aan dooierrijkdom in het ei ondervangen.* Dit komt voor bij de zoogdieren en vermoedelijk bij alle Amnioten en misschien zelfs bij alle Vertebraten. De ovipare vormen hebben zich dan op verschillende phylogenetische niveaus losgemaakt van den centralen oerstam, die volgens deze theorie primitief vivipaar zou zijn en dit bleef tot den mensch toe. Waarom overbodige hypothesen op te stellen van een verloren gegane dooierrijkdom bij zoogdieren?

Ik ontken volstrekt niet, dat dooierrijke eieren zich direct kunnen ontwikkelen uit dooierarme, zonder dat een phase van intra uterine broedzorg van de larve daartusschen treedt, maar ik zeg, dat als eenmaal de larve aan het intra-uterine leven is aangepast (b. v. door de vorming der ecto-

placenta), dáárdoor hetzelfde bereikt wordt, en zelfs nog intensiever dan door dooierrijkdom van het ei: *opschorting der vrijlevende functioneele phase*. Evenzoo is het volstrekt niet onmogelijk, dat extra-somatische broedzorg nog op andere manieren ontstaat dan door projectie van het uteruscomplex. Ik meen evenwel in het duistere probleem van de genese der instincten te mogen wijzen op de beteekenis daarvan.

De Voorzitter dankt ten slotte den Heer RESINK voor zijn interessante voordracht en de andere Heeren voor hun deelname aan het debat om daarna de vergadering te sluiten.

NAAMLIJST [1]

VAN DE EERELEDEN, BEGUNSTIGERS, AANDEELHOUDERS, CORRESPONDEERENDE EN GEWONE LEDEN

DER

NEDERLANDSCHE DIERKUNDIGE VEREENIGING

op 1 Januari 1917.

Eereleden

De Heer Franz Eilhard Schulze, hoogleeraar, *Berlijn*, 1908.
» » Yves Delage, hoogleeraar, *Parijs*, 1908.

Begunstigers

De Heer C. H. van Dam, voorzitter van het bestuur der Diergaarde, Koningin Emma-plein, *Rotterdam*, 1885.
Mevrouw J. M. C. Oudemans—Schober, Huize „Schovenhorst", *Putten* (Veluwe), 1897.
» Dr. A. Weber—van Bosse, Huize „Eerbeek", *Eerbeek*, 1897.

Begunstigers, die jaarlijks bijdragen geven voor het Zoölogisch Station

De Heer Dr. H. J. van Ankum, oud-hoogleeraar, *Zeist*, 1878.
» » Dr. J. G. de Man, *Ierseke*, 1878.
» » Dr. C. A. Pekelharing, hoogleeraar, *Utrecht*, 1892.
» » Dr. Max Weber, buitengewoon hoogleeraar, *Eerbeek*, 1890.
Het K. Z. Genootschap „Natura Artis Magistra", *Amsterdam*, 1878.

---

1) De Secretaris verzoekt **dringend** aan hen, wier namen, betrekkingen of woonplaatsen in deze lijst niet juist zijn aangegeven, of verandering ondergaan, hem daarvan eene verbeterde opgave te doen toekomen.

Aandeelhouders in de leeningen, gesloten voor den bouw (1889) en voor de vergrooting (1894) van het Zoölogisch Station [1])

De Heer Dr. H. J. van Ankum, oud-hoogleeraar, *Zeist*, N°. 1 (1889), N°. 14 (1894).
De Erven van den Heer Dr. D. Bierens de Haan, *Leiden*, N°. 5 (1889).
» » » » » Mr. J. T. Buys, *Leiden*, N°. 6 (1889).
De Heer Dr. M. C. Dekhuyzen, *Utrecht*, N°. 7 (1889).
» » Jhr. Dr. Ed. Everts, *'s Gravenhage*, N°. 11 (1889).
» » Dr. A. P. N. Franchimont, hoogleeraar, *Leiden*, N°. 7 (1894).
» » J. Hoek Jr., *Kampen*, N°. 18 (1894).
De Erven van den Heer Dr. P. P. C. Hoek, *Haarlem*, N°. 16 (1894).
» » » » » Mr. C. Pynacker Hordijk, *'s Gravenhage*, N°. 5 (1894).
De Heer Dr. R. Horst, *Leiden*, N°. 15 (1889).
» » Dr. A. W. Kroon Jr., *Leiden*, N°. 3 en 24 (1894).
De Erven van den Heer J. W. Lodeesen, *Amsterdam*, N°. 18 (1889), adres Prof. van Leeuwen, Hooge Rijndijk 11, *Leiden*.
De Heer Dr. K. Martin, hoogleeraar, *Leiden*, N°. 19 (1894).
» » Dr. G. A. F. Molengraaff, hoogleeraar, *Delft*, N°. 21 (1889).
» » Dr. E. Mulder, oud-hoogleeraar, *Utrecht*, N°. 22 (1889).
De Heer J. R. H. Neervoort van de Poll, *Rijsenburg* (Utrecht), N°. 26 (1889).
» » Jhr. Mr. J. Æ. van Panhuys, *'s Gravenhage*, N°. 17 (1894).
» » M. M. Schepman, *Bosch en Duin*. N°. 28 (1889).
De Erven van den Heer Mr. L. Serrurier, *Batavia*. N°. 33 (1889).
De Heer Ph. W. van der Sleyden, *'s Gravenhage*, N°. 31 (1889).
De Erven van den Heer Mr. M. C. Verloren van Themaat, „Schothorst" bij *Amersfoort*, N°. 9 (1894).

Correspondeerende leden

De Heer A. Alcock, hoogleeraar, oud-directeur van het Indische Museum te Calcutta, Belvédère nabij *Dartford*, Kent, 1902.
» » Dr. R. Blanchard, professeur à la Faculté de Médecine, 226 Boulevard Saint-Germain, *Parijs*, 1884.
» » E. van den Broeck, conservateur au Musée royal d'Hist. Nat., Place de l'Industrie 39, *Brussel*, 1877.
» » Adr. Dollfus, 35 Rue Pierre-Charron, *Parijs*, 1888.
» » Dr. F. Heincke, Direktor der Biologischen Anstalt, *Helgoland*, 1888.
» » W. Kobelt, *Schwanheim* bij *Frankfort a. M.*, 1877.
» » Dr. J. Mac Leod, hoogleeraar, *Gent*, 1884.
Z. H. Albert, vorst van Monaco, 7 Cité du Retiro, *Parijs*, 1888.
De Heer J. Sparre Schneider, conservator aan het Museum, *Tromsœ*, Noorwegen, 1886.

Bestuur

C. Ph. Sluiter, *Voorzitter*, 1916—1922.
J. F. van Bemmelen, *Onder-Voorzitter*, 1916—1922.
J. E. W. Ihle, *Secretaris*, 1912—1918.
L. F. de Beaufort, *Penningmeester*, 1914—1920.
H. C. Redeke, 1914—1920.
J. C. C. Loman, 1914—1920.
P. N. van Kampen (1912) 1916—1918.

---

1) Voor zooverre de aandeelen op 1 Januari 1917 niet uitgeloot waren.

Commissie van Redactie voor het Tijdschrift

C. Ph. Sluiter, als Voorzitter der Vereeniging.
J. F. van Bemmelen, 1915—1921.
J. C. C. Loman, 1911—1917.
J. E. W. Ihle, *Secretaris*, (1913) 1914—1919.

Zoölogisch Station te Helder (Nieuwediep)

H. C. Redeke, *Directeur*, 1902.

Gewone leden 1)

De Heer H. Aalders, ambtenaar bij de Ned. Heidemaatschappij, *Rijssen* (O.), 1910.
» » J. L. Addens, biol. docts., assistent bij de zoölogie aan de Universiteit te Groningen, *Bellingwolde*, 1917.
» » U. P. van Ameijden, biol. docts., assistent bij de botanie, van Alphenstraat 9, *Utrecht*, 1913.
* » » Dr. H. J. van Ankum, oud-hoogleeraar, *Zeist*, 1872.
5 * » » S. A. Arendsen Hein, Emmalaan 17, *Utrecht*, 1907.
» » Dr. C. U. Ariëns Kappers, Pension Oud-Leyerhoven, Tesselschadestraat 31, *Amsterdam*, 1902.
» » Dr. W. H. Arisz, Emmalaan 25, *Utrecht*, 1909.
» » L. Backhuys, Rolduc, *Kerkrade*, 1908.
Mejuffrouw C. R. Bakker, biol. cand., Houtstraat 6, *Leiden*, 1916.
10 * » C. E. Bastert, assistente bij de physiologie, Oosteinde 24, *Amsterdam*, 1913.
*De Heer Dr. L. F. de Beaufort, „de Veldkant", *Eerbeek*, 1904.
Mejuffrouw T. A. Bekkering, biol. stud., Zwanestraat 20a, *Groningen*, 1914.
*De Heer Dr. J. F. van Bemmelen, hoogleeraar, Zuiderpark 22, *Groningen*, 1894.
Mejuffrouw C. Berkhout, Corn. Speelmanstraat 22, *'s Gravenhage*, 1914.
15 » F. M. Beucker Andreæ, Laan Copes 20, *'s Gravenhage*, 1911.
» J. H. Biegel, phil. stud., Zoeterwoudsche Singel 48*g*, *Leiden*, 1911.
*De Heer Dr. J. A. Bierens de Haan, Kenaupark 4, *Haarlem*, 1909.
» » F. E. Blaauw, Huize „Gooylust", *'s Graveland*, 1885.
» » Dr. J. Boeke, hoogleeraar, Zoeterwoudsche Singel 8*b*, *Leiden*, 1897.
20 » » C. de Boer Jr., uitgever, *Helder*, 1911.
Mejuffrouw N. H. W. M. de Boer, biol. stud., Nassaulaan 64, *Haarlem*, 1916.
* » Dr. M. Boissevain, Huize »Boschlust", *Station de Bilt*, 1898.
De Heer Dr. J. Boldingh, assistent bij het Departement van Landbouw, Nijverheid en Handel, *Buitenzorg*, Java, 1903.
» » Dr. L. Bolk, hoogleeraar, Mauritskade 61, *Amsterdam*, 1896.
25 » » H. Bolsius, S. J., leeraar aan het Seminarium, *Oudenbosch*, 1893.
* » » D. Bolten, militair apotheker, Potterstraat I. 76, *Bergen op Zoom*, 1911.
» » Dr. S. E. Boorsma, leeraar aan de H. B. School, *Weltevreden*, *Batavia*, 1898.
* » » H. Boschma, biol. stud., Ceintuurbaan 236II, *Amsterdam*, 1915.
Mejuffrouw Tr. Boterhoven de Haan, Haagweg 107 G, *Leiden*, 1914.
30 De Heer J. M. Bottemanne, hoofdinspecteur der Visscherijen, van Blankenburgstraat 41, *'s Gravenhage*, 1893.
* » » Dr. P. J. van Breemen, adviseur in Visscherijzaken, *Curaçao*, 1901.

---

1) De namen der abonnés van het **Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging** zijn met een * gekenmerkt. De leden der Vereeniging kunnen zich voor *f* 3.50 per deel op het Tijdschrift abonneeren bij den secretaris der Redactie.

De Heer Dr. C. E. B. Bremekamp, leeraar aan de Artsenschool, *Soerabaia*, Java, 1909.
De N. V. Boekhandel en Drukkerij voorheen E. J. Brill, uitgever, *Leiden*, 1876.
De Heer Dr. A. J. P. van den Broek, hoogleeraar, Admiraal van Ghentstraat, *Utrecht*, 1906.
35 Mejuffrouw Hel. L. G. de Bruijn, Schuytstraat 229, *'s Gravenhage*, 1906.
De Heer Dr. M. de Burlet, prosector aan het Anatomisch Instituut, *Utrecht*, 1904.
* » » Dr. L. P. de Bussy, directeur van het Deli-proefstation, *Medan* (Sumatra), 1902.
* » » Dr. J. Büttikofer, directeur der Diergaarde, *Rotterdam*, 1888.
» » Dr. C. P. Cohen Stuart, plantkundige bij het proefstation voor thee, *Buitenzorg*, Java, 1909.
40 Mejuffrouw J. H. Cool, biol. cand., Oude Gracht, T. Z. 146, *Utrecht*, (in de vacantie: Nieuwe Haven 151, *Schiedam*) 1914.
De Heer Dr. P. J. S. Cramer, *Buitenzorg*, Java, 1902.
» » A. Crèvecoeur, biol. stud., Zwartelaan 7, *Voorburg* (Z. H.), 1913.
» » Dr. J. M. Croockewit, P. C. Hooftstraat 173, *Amsterdam*, 1888.
» » Dr. K. W. Dammerman, Departement van Landbouw, Zoölog. Afdeeling, *Buitenzorg*, Java, 1907.
45 * » » A. B. van Deinse, leeraar aan het gymnasium en de H. B. School, Kruiskade 146a, *Rotterdam*, 1908.
* » » Dr. M. C. Dekhuyzen, leeraar aan 's Rijks Veeartsenijschool, Biltstraat 109, *Utrecht*, 1880.
* » » Dr. H. C. Delsman, assistent aan het zoötomisch laboratorium te Leiden, Leidsche straatweg 5, *Oegstgeest*, 1909.
» » Dr. P. A. Dietz, assistent aan het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, *Leiden*, 1908.
» » J. D. Dorgels, leeraar aan de R. H. B. S., Van Sytzamastraat 4, *Leeuwarden*, 1917.
50 * » » Dr. A. B. Droogleever Fortuyn, lector in de Histologie, Leidsche straatweg 64, *Oegstgeest*, 1906.
Mevrouw C. E. Droogleever Fortuyn—van Leyden, biol. docta, Leidsche straatweg 64, *Oegstgeest*, 1911.
De Heer Dr. Eugène Dubois, hoogleeraar, *Haarlem*, 1896.
» » H. J. van Eekeren, hoofdonderwijzer, Nieuwe Koekoekstraat 59, *Utrecht*, 1914.
» » Dr. J. E. G. van Emden, arts, Jan van Nassaustraat, *'s Gravenhage*, 1887.
55 * » » Jhr. Dr. Ed. Everts, 1e Emmastraat 28, *'s Gravenhage*, 1872.
* » » P. J. van der Feen, biol. cand., Drift 10, *Utrecht* (vacantieadres: *Domburg*), 1916.
Mejuffrouw A. J. Feltkamp, biol. stud., Honthorststraat 14, *Amsterdam*, 1916.
De Heer H. C. Funke, biol. stud., assistent aan het Rijksinstituut voor biologisch Visscherijonderzoek, Hoogstraat 99, *Helder*, 1914.
» » J. P. de Gaay Fortman, biol. docts., Oosterpark 85, *Amsterdam*, 1913.
60 * » » Dr. J. W. C. Goethart, directeur van 's Rijks Herbarium, Witte Singel 39, *Leiden*, 1890.
» » A. C. J. van Goor, biol. docts., 1e assistent aan het Rijksinstituut voor biologisch Visscherijonderzoek, Parallelweg 17, *Helder*, 1915.
» » Hendrik Gouwentak, leeraar aan de H. B. School, 2e Oosterparkstraat 219, *Amsterdam*, 1901.
* » » Dr. H. W. de Graaf, conservator aan het Zoötomisch Laboratorium, Jan van Goyenkade, *Leiden*, 1880.
» » Dr. G. J. de Groot, leeraar aan de H. B. School, van Beverinckstraat 155, *'s Gravenhage*, 1903.
65 Mejuffrouw A. van der Haas, biol. stud., Frankenslag 329, *'s Gravenhage*, 1915.
Mejuffrouw F. M. J. A. Haije, biol. stud., Heerengracht 590, *Amsterdam*, 1913.

De Heer E. Hammer, med. stud., Cornelis Schuytstraat 35, *Amsterdam*, 1913.
Mejuffrouw M. van der Harst, Schroeder v. d. Kolkstraat 17, *Utrecht*, 1915.
De Heer Dr. H. W. Heinsius, leeraar aan de H. B. School, P. C. Hooftstraat 144, *Amsterdam*, 1889.
70 » » J. Heimans, biol. docts., Muidergracht 123, *Amsterdam*, 1912.
» » F. H. van Hengelaar, med. stud., Heerengracht 307, *Amsterdam*, 1916.
*Mejuffrouw Dr. M. van Herwerden, privaatdocent in de cytologie en assistente bij de histologie, Parkstraat 47, *Utrecht*, 1908.
De Heer Dr. J. A. Heymann, scheikundige-bacterioloog der Amsterdamsche Waterleidingen, Vogelenzangsche Weg 13, *Vogelenzang*, 1915.
Mejuffrouw J. Hingst, Huis te Lande, Vredenburgweg, *Rijswijk* (Z. H.), 1906.
75 *De Heer H. R. Hoogenraad, leeraar aan de Rijks Kweekschool voor onderwijzers, Kromme Kerkstraat 46, *Deventer*, 1904.
» » E. J. V. M. Hoogeveen, S. J., leeraar aan het Canisiuscollege, *Nijmegen*, 1908.
» » D. van der Hoop, Mathenesserlaan 252, *Rotterdam*, 1908.
* » » Dr. R. Horst, conservator aan het Rijks-Museum van Natuurlijke Historie, Jan van Goyenkade 15, *Leiden*, 1872.
» » Dr. C. J. van der Horst, assistent aan het Zoölogisch Laboratorium te Amsterpam, Torenlaan 12, *Hilversum*, 1910.
80 » » Dr. F. W. T. Hunger, van Eeghenstraat 52, *Amsterdam*, 1895.
* » » Dr. J. E. W. Ihle, leeraar aan 's Rijks Veeartsenijschool, Dillenburgstraat 13, *Utrecht*, 1904.
Mejuffrouw B. Immink, phil. stud., Groenhovenstraat 13, *Leiden*, 1911.
De Heer Dr. J. M. Janse, hoogleeraar, Witte Singel 76, *Leiden*, 1902.
» » Dr. J. Jeswiet, botanicus aan het Suikerproefstation te *Passoeroean*, Java, 1908.
85 Mejuffrouw Dr. A. Jonker, leerares aan het Lyceum voor meisjes te Amsterdam, *'s Graveland* (N. H.), 1909.
De Heer Dr. H. Jordan, buitengewoon hoogleeraar, Frans Halsstraat 19, *Utrecht*, 1914.
Mejuffrouw Greta A. Jouges, Zonrondom, v. Eedenstraat, *Haarlem*, 1916.
» M. C. Julius, biol. stud., Columbusstraat 276, *'s Gravenhage*, 1913.
*De Heer J. H. Jurriaanse, Schiekade W. Z. 75, *Rotterdam*, 1915.
Mejuffrouw B. Kaiser, biol. stud., Emmastraat 9, *Amsterdam*, 1916.
90 *De Heer Dr. P. N. van Kampen, hoogleeraar, *Leiden*, 1899.
» » J. R. Katz, phil. docts., Weteringschans 233, *Amsterdam*, 1902.
* » » Dr. C. Kerbert, directeur van „Natura Artis Magistra", *Amsterdam*, 1877.
» » P. E. Keuchenius, Proefstation Besoeki, *Djember*, Java, 1908.
» » C. J. van der Klaauw, biol. stud., Geversstraat 16, *Oegstgeest*, 1917.
95 Mejuffrouw G. Kleyn, Frankenslag 91, *'s Gravenhage*, 1911.
» E. M. J. Koker, biol. stud., Parkweg 40b, *Amsterdam*, 1915.
De Heer L. C. Kolff Jr., Bregittenstraat 4, *Utrecht* (vacantieadres: *Epe*), 1914.
» » Dr. J. C. Koningsberger, directeur van 's Lands Plantentuin, *Buitenzorg*, Java, 1888.
» » W. J. C. Kooper, Stadhouderslaan 15, *Leiden*, 1917.
100 Mejuffrouw A. C. Kreulen, biol. stud., Burgemeester van Hasseltlaan 65, *Naarden*, 1916.
De Heer P. Kruizinga, phil. docts., Prins Hendriklaan 26, *Rijswijk*, 1909.
» » Dr. K. Kuiper Jr., visscherij-consulent, Nieuwe Keizersgracht 116, *Amsterdam*, 1911.
* » » Dr. Dan. de Lange Jr., directeur van het „Institut international d'embryologie", Gansstraat 62, *Utrecht*, 1902.
» » Dr. J. W. Langelaan, oud-hoogleeraar, *Vogelenzang* bij Haarlem, 1897.
105 *Mejuffrouw A. Lens, leerares aan de H. S. School voor meisjes, Biltstraat 24*bis*, *Utrecht*, 1901.

*De Heer Dr. Th. W. van Lidth de Jeude, conservator aan het Rijks-Museum van Natuurlijke Historie, Boommarkt, *Leiden*, 1877.

*Mejuffrouw G. M. de Lint, assistente bij het Rijksinstituut voor biologisch Visscherij-onderzoek, Binnenhaven 65, *Helder*, 1909.

» M. P. Löhnis, biol. cand., Parkstraat 47, *Utrecht*, 1915.

*De Heer Dr. J. C. C. Loman, leeraar aan het Gymnasium, Roelof Hartstraat 121, *Amsterdam*, 1881.

110 » » Dr. J. P. Lotsy, secretaris van de Holl. Maatschappij van Wetenschappen, *Haarlem*, 1900.

Mevrouw Agn. Lottgering, assistente aan het zoölogisch laboratorium, Koningslaan 5, *Utrecht*, 1914.

*De Heer Dr. J. G. de Man, *Jerseke*, 1872.

* » » J. C. v. d. Meer Mohr, 1913.

» » J. Metzelaar, biol. cand., Linnaeusstraat 47, *Amsterdam*, 1914.

115 » » Dr. J. C. H. de Meijere, buitengewoon hoogleeraar, Oosterpark 68, *Amsterdam*, 1890.

Mevrouw M. F. W. A. Moerdijk—geb. Baronesse van Dedem van Driesberg, *Buitenzorg*, Java, 1913.

De Heer Dr. J. W. Moll, hoogleeraar, *Groningen*, 1890.

» » Dr. L. J. J. Muskens, arts, Anna Vondelstraat 6, *Amsterdam*, 1902.

* » » Dr. H. F. Nierstrasz, hoogleeraar, Willem Barentzstraat 7, *Utrecht*, 1893.

120 » » P. Nieuwenhuijse, arts, *Santpoort—Meerenberg*, 1916.

* » » Wouter Nijhoff, uitgever, *'s Gravenhage*, 1872.

» » G. J. van Oordt, biol. cand., Kromme Nieuwegracht 1, *Utrecht* (in de vacantie: Koepoortstraat, *Middelburg*), 1913.

» » Dr. E. D. van Oort, directeur van het Rijks-Museum van Natuurlijke Historie, Zoeterwoudsche Singel, *Leiden*, 1897.

» » C. Ootmar, Schotersingel 163, *Haarlem*, 1916.

125 » » Dr. A. C. Oudemans, leeraar aan de H. B. School met 5-j. cursus, Boulevard Heuvelink 85, *Arnhem*, 1882.

* » » Dr. J. Th. Oudemans, huize „Schovenhorst", *Putten*, Veluwe, 1885.

Mejuffrouw D. J. Peck, assistente aan het geologisch en mineralogisch Laboratorium te Utrecht, Villa »Varenne", Meerweg, *Bussum*, 1909.

De Heer Dr. L. Peeters, S. J., Hobbemakade 51, *Amsterdam*, 1905.

* » » Dr. C. A. Pekelharing, hoogleeraar, Maliestraat, *Utrecht*, 1890.

130 » » Dr. A. J. van Pesch Jr., Johannes Verhulststraat 156, *Amsterdam*, 1904.

* » » Mr. M. C. Piepers, oud-vice-president van het Hoog Gerechtshof in N. I., Rijnstraat 3, *'s Gravenhage*, 1895.

Mejuffrouw M. Pijnacker Hordijk, Leidsche Straatweg 9, *Oegstgeest*, 1916.

*De Heer M. Pinkhof, biol. stud., Franschelaan 11c, *Amsterdam*, 1914.

» » Dr. G. Postma, leeraar aan de H. B. School, Brink 41, *Deventer*, 1882.

135 » » C. J. van Putten, arts, Gep. officier van gezondheid 1e kl. O. I. leger, Nassaustraat 2bis, *Utrecht*, 1883.

» » Dr. F. H. Quix, lector aan de Rijks-Universiteit, Heerenstraat, *Utrecht*, 1902.

* » » Dr. H. C. Redeke, directeur van het Rijksinstituut voor biologisch Visscherij-onderzoek, *Helder*, 1895.

* » » Dr. J. van Rees, buitengewoon hoogleeraar, *Hilversum*, 1876.

» » Dr. E. Reinders, Willemstraat 40, *'s Gravenhage*, 1917.

140 » » H. W. Renkema, biol. cand., Weertsingel, O. Z. 93, *Utrecht*, 1913.

» » Dr. A. J. Resink, privaat-docent en assistent bij de natuurlijke historie te Utrecht, *Laren* (N.H.), 1916.

* » » Dr. G. A. van Rijnberk, hoogleeraar, Physiologisch Laboratorium, *Amsterdam*, 1912.

De Heer Dr. W. E. Ringer, assistent aan het Physiologisch Laboratorium, Stadhouderslaan 68, *Utrecht*, 1903.

» » Dr. J. Ritzema Bos, directeur v. h. Instituut voor Phytopathologie, *Wageningen*, 1872.

145 » » Dr. G. Romijn, Hinthamereinde, *'s Hertogenbosch*, 1916.

*Mejuffrouw Dr. P. J. de Rooy, Stadhouderskade 57, *Amsterdam*, 1904.

» Ch. L. Du Ry van Beest Holle, assistente aan het Zoötomisch Laboratorium, Jan van Goyenkade 9, *Leiden*.

» A. M. Sabron, assistente bij de botanie, Nassaustraat 6^{a}, *Utrecht*, 1914.

De Heer A. M. H. Schepman, biol. cand., Dondersstraat 45, *Utrecht*, 1912.

150 * » » M. M. Schepman, *Bosch en Duin* (gem. *Zeist*), 1872.

* » » Dr. A. Schierbeek, 2de Sweelinckstraat 147, *'s Gravenhage*, 1916.

* » » J. F. Schill, Laan Copes van Cattenburch 10, *'s Gravenhage*, 1877.

» » Dr. A. H. Schmidt, arts, Weistraat 130, *Utrecht*, 1893.

Mejuffrouw Joh. Scholten, Jacob Obrechtstraat 76, *Amsterdam*, 1909.

155 » J. C. Schoneboom, Graaf Florislaan 7, *Bussum*, 1915.

*De Heer J. W. Schoor, biol. stud., Nieuwe Mare 3, *Leiden*, 1916.

» » Dr. J. C. Schoute, Oude 's Gravelandsche weg 2, *Bussum*, 1900.

» » Dr. A. R. Schouten, leeraar H. B. School, *Batavia*. Java, 1902.

Mejuffrouw A. Schreuder, biol. stud., Nassaukade 106, *Amsterdam*, 1913.

160 De Heer J. H. Schuurmans Stekhoven Jr., biol. docts., Tilanusstraat 82^{I}. *Amsterdam*, 1914.

» » P. J. M. Schuyt, burgemeester van *Wamel*, 1903.

» » J. van Servellen, biol. stud., »de Leistar" *Zuid-Schalkwijk*, 1915.

» » W. H. van Seters, biol. cand., Javastraat 78, *'s Gravenhage*, 1915.

» » H. C. Siebers, biol. cand., Ceintuurbaan 236, *Amsterdam*, 1911.

165 » » Dr. W. G. V. v. d. Sleen, Eindenhoutstraat 63, *Haarlem*, 1915.

» » D. F. van Slooten, biol. docts., assistent bij de botanie, Dondersstraat 56bis, *Utrecht*, 1913.

* » » Dr. C. Ph. Sluiter, hoogleeraar, Nicolaes Maesstraat 125, *Amsterdam*, 1877.

Mejuffrouw C. P. Sluiter, Jacob Obrechtstraat 76, *Amsterdam*, 1902.

De Heer M. Spoon, biol. stud., Zadelstraat 19, *Utrecht*, 1909.

170 *Mevrouw Dr. G. Stiasny-Wijnhoff, VII Schweighofergasse 8, *Weenen*, 1906.

De Heer Dr. Th. J. Stomps, buitengewoon hoogleeraar, Weesperzijde 29, *Amsterdam*, 1909.

» » Dr. G. J. Stracke, leeraar aan de Handelsschool, Stationsweg 4*a*, *Rotterdam*, 1900.

» » Dr. A. L. J. Sunier, Zoölogisch assistent bij het Departement van Landbouw, Laan de Riemer, *Batavia*, 1907.

» » B. Swart, leeraar aan de H. B. School, Wilhelminasingel 43, *Maastricht*, 1905.

175 * » » Dr. N. H. Swellengrebel, Binnen-Amstel, *Amsterdam*, 1906.

Mejuffrouw E. Talma, biol. $doct^{a}$., Nieuwegracht 45, *Utrecht*, 1913.

» Dr. T. Tammes, Heeresingel 34*a*, *Groningen*, 1896.

De Heer Dr. J. J. Tesch, conservator aan 's Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Stadhouderslaan 31, *Leiden*, 1902.

» » Jac. P. Thijsse, leeraar aan de kweekschool voor onderwijzers te Amsterdam, *Bloemendaal*, 1895.

180 » » Dr. K. Tjebbes, Roelofslaan, *Huizen* (N.H.), 1911.

» » H. van Trigt, phil. nat. docts., Witte Singel 96, *Leiden*, 1910.

* » » Dr. J. H. Vernhout, Witte Singel, *Leiden*, 1888.

» » Dr. Ed. Verschaffelt, hoogleeraar, Oosterpark 58, *Amsterdam*, 1899.

* » » Dr. J. Versluys Jzn., hoogleeraar aan de Vlaamsche Hoogeschool, *Gent*, 1895.

185 * » » Dr. H. J. Veth, Sweelinckplein 83, *'s Gravenhage*, 1872.

Mejuffrouw A. Le Vino, Joh. Verhulststraat 5, *Amsterdam*, 1914.
De Heer D. de Visser Smits, Laan Binon 12, *Weltevreden*, Java, 1905.
Mejuffrouw J. M. H. Voigt, biol. cand., Haagweg 94, *Leiden*, 1913.
» I. Voormolen, leerares H. B. S. en Gymnasium, Tuinlaan 52, *Schiedam*, 1911.
190 » A. G. Vorstman, biol. stud., Mauritsstraat 5, *Haarlem*, 1916.
De Heer Dr. Ernst de Vries, arts, gesticht Endegeest, *Oegstgeest*, 1906.
* » » W. Warnsinck, Rijnkade 92, *Arnhem*, 1898.
* » » Dr. Max Weber, buitengewoon hoogleeraar, *Eerbeek*, 1882.
» » Dr. Th. Weevers, leeraar aan de H. B. School en het Gymnasium, Groote Bergstraat 11, *Amersfoort*, 1899.
195 » » Dr. K. F. Wenkebach, hoogleeraar, *Weenen*, 1886.
» » Dr. F. A. F. C. Went, hoogleeraar, Nieuwegracht, *Utrecht*, 1897.
Mejuffrouw T. van de Werk, biol. stud., Laan Copes van Cattenburch 92, *'s Gravenhage*, 1913.
De Heer W. H. de Wette, biol. stud., Vondelkade 36, *Utrecht*, 1914.
Mejuffrouw A. M. Wibaut, biol. stud., Waldeck Pyrmontlaan 11, *Amsterdam*, 1916.
200 Mevrouw Dr. N. L. Wibaut—Isebree Moens, Linnaeusparkweg 110, *Watergraafsmeer*, 1906.
Mejuffrouw G. Wilbrink, *Cheribon*, Java, 1901.
De Heer C. A. van der Willigen, biol. docts., conservator aan 's Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Witte Singel 30, *Leiden*, 1911.
» » Dr. C. Winkler, hoogleeraar, *Utrecht*, 1909.
* » » Dr. J. W. van Wijhe, hoogleeraar, *Groningen*, 1881.
205 Mejuffrouw B. Zeijdel, Maria Gondastraat 33, *Leiden*, 1914.
» L. Zernike, biol. stud., Jacob van Campenstraat 27, *Amsterdam*, 1915.

TIJDSCHRIFT

DER

NEDERLANDSCHE DIERKUNDIGE VEREENIGING

ONDER REDACTIE VAN

Prof. C. Ph. SLUITER,

als Voorzitter der Vereeniging,

Dr. J. C. C. LOMAN, Prof. J. F. VAN BEMMELEN EN
Dr. J. E. W. IHLE.

2de SERIE

DEEL XV

BOEKHANDEL EN DRUKKERIJ
VOORHEEN
E. J. BRILL
LEIDEN — 1916—1917.

De BOEKHANDEL en DRUKKERIJ voorheen E. J. BRILL,
te LEIDEN, heeft uitgegeven:

Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. Dl. I—VI. 2de Serie. Dl. I—XIV 1916. 8°. 1875—1913.

——— Supplementdeel I. Verslag omtrent onderzoekingen op de oester en de oestercultuur betrekking hebbende **f 6.—**

——— Supplementdeel II. Rapport over ankerkuil- en staalboomen-visscherij . . . . **- 6.—**

Serie 1, Deel I—III. . . . . per deel **- 4.—**
„ 1, „ IV—VI . . . . „ „ **- 6.—**
„ 2, „ I—XIV . . . . „ „ **- 6.—**

——— Register op het Tijdschrift der Ned. Dierk. Vereeniging, Serie 1, Deel I—VI; Suppl. I en II; Serie 2, Deel I—X (1875—1908) . . . . **- 1.—**

N. B. Het geheele Tijdschrift, tot en met Dl. XII (Ser. 2), benevens het Register, wordt, op franco aanvrage, door E. J. BRILL geleverd voor *f* 84.50. De Leden der Vereeniging wenden zich tot den Secretaris, Dr. J. E. W. IHLE, te Utrecht.

Ergebnisse, Zoologische, einer Reise in Niederländisch Ost-Indien, herausg. von Max Weber. 1890—97. Bnd. I—IV. *f* 88.—
(Mit 3 col. Karten, 93 Tafeln u. zahllose Textfiguren).

Graaf, H. W. de, Sur la construction des organes génitaux des phalangiens. Texte holl.-français. Essai couronné de la médaille d'or par la Faculté des Sciences de l'Université de Leide. 4°. *f* 30.—

Piaget, M. E., Les Pédiculines. Essai monographique. 2 vol. Text et planches. gr. 4°. *f* 60.—. Supplement. gr. 4°. . . . *f* 18.—

Snellen, P. C. T., De vlinders van Nederland. Microlepidopterae systematisch beschreven. 2 dln. gr. 8°. . . . . *f* 15.—

BOEKDRUKKERIJ voorheen E. J. BRILL. — LEIDEN.


MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 04824